

DIE

STRUCTUR DER RETINA.

DIE

STRUCTUR DER RETINA

DARGESTELLT

NACH

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS WALFISCHAUGE

VON

Dr. CARL RITTER

IN WORPSWEDE.

MIT ZWEI KUPFERTAFELN.



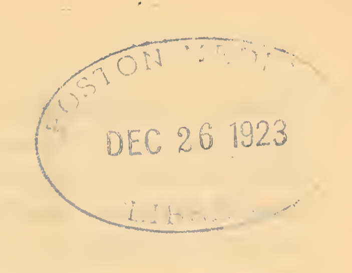
LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1864.

Heinrich Müller ist gestorben, während ich diese Arbeit vollendete. Seine Verdienste um die Histologie der Retina sind allbekannt. Seiner Kritik wünschte ich am meisten zu genügen. Sei daher diese Schrift seinem Andenken geweiht.

Inhalt.



Capitel 1.

Vorbemerkungen.

Es sind erst acht Jahre verflossen seit H. Müller die Resultate seiner vergleichend-anatomischen Untersuchungen über den Bau der Retina herausgab; seine Arbeit*) fasst ein äusserst reiches Material zusammen und ist so vollendet, wie sie zu der damaligen Zeit sein konnte. Wenn ich es bei der höchsten Achtung für die Müller'sche Arbeit schon jetzt dennoch unternehme denselben Gegenstand einer neuen Bearbeitung zu unterwerfen, so müssen mich wichtige Gründe leiten. Sie gründen sich auf zahlreiche neue Entdeckungen, welche in den letzten Jahren über die Bedeutung der Retinaelemente gemacht sind, auf das sehr fortgeschrittene Verständniss der Bindesubstanzen, endlich auf die so bedeutende Differenz, welche sich in der Deutung der einzelnen Retinaelemente kund gegeben hat. Während H. Müller nach seinen anatomischen Resultaten sich nur in Hypothesen über die Deutung der Elemente ergehen konnte und dabei allerdings der Wahrheit in der Hauptsache ziemlich nahe kam, so mussten doch mit der allmäligen Berichtigung einzelner seiner Annahmen oder der weiteren Aufklärung ihrer Dunkelheiten sich neue Hypothesen regen, welche das neue Material zur besseren Erkenntniss verwerthen sollten. Der Effect ist der gewesen, dass der Müller'schen Ansicht sich eine gerade entgegengesetzte gegenüberstellte. Was Müller für Nervenendigungen angesehen hatte, erklärten die folgenden Untersucher und am schärfsten und letzten

*) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. VIII. 1.

Manz*) für Bindegewebe. Bei richtigerer Kenntniss, oder soll ich lieber sagen bei besserer Ahnung der Bindesubstanz, welche durch M. Schultze**) angebahnt war, gingen sie so weit, alle Müller'sche Radialfasern unter dem Titel Bindegewebe zu begreifen; offenbar weil sie das wahre Bindegewebe nicht gesehen haben, und trotzdem dass Manz den centralen Faden in den Stäbchen gefunden hat. Nur so lassen sich die Widersprüche in der Arbeit von Manz, welche zu lösen er sich selbst ausser Stande hält, erklären. Das Streben, diese wunderlichen Differenzen auszugleichen, hat mich zu der vorliegenden Arbeit geführt; es kam hinzu, dass ich das Bedürfniss fühlte, die Resultate meiner eigenen langjährigen Untersuchungen zusammenzufassen.

Ein glücklicher Zufall liess mich in der Zeit, wo durch die Manz'sche Arbeit die Härten einer einseitigen Auffassung recht deutlich wurden, an das Studium der Walfischretina gelangen; was mir durch vierjährige Studien nicht geglückt war, gelang mir nun in kurzer Zeit, die richtige Uebersicht über das Ganze zu bekommen. Immer sind noch drei Jahre vergangen, ehe ich jedes Stück des Retinagewebes deuten konnte, und früher hielt ich die Veröffentlichung der Arbeit nicht erlaubt. Möge der Fortschritt in der Erkenntniss der Retina seit der Müller'schen Arbeit kein geringer sein.

Nur die vergleichend-anatomische Untersuchung durch alle Classen der Wirbelthiere kann auf sichere Erfolge in der Retinaforschung rechnen, sie erfordert allerdings grosse Geduld und ein nicht zu grosses Verlangen nach glänzenden Entdeckungen. Die Untersuchung der Netzhaut eine einzigen Thieres führt niemals zur Lösung des Räthsels, die schönsten senkrechten Durchschnitte sind nicht dazu im Stande; auch wird die rechte Geschicklichkeit zur feineren Präparation und zu diesen Durchschnitten erst durch jahrelange Versuche erlernt. Durch Nichtbeachtung dieser einfachen Regeln sind die groben Irrthümer entstanden, welche wir in den Arbeiten über die Retina finden. Nothwendig wird während solcher Untersuchungen wiederholt Ermüdung den Eifer erschlaffen, aber ebenso sicher wird nach einiger Zeit durch die Musse der Eifer verstärkt wiederkehren und durch ruhige Ueberlegung gekräftigt weit bedeutendere Erfolge erringen.

---

*) Zeitschrift für rationelle Medicin. S. III. Bd. X. pag. 301.

**) *Observationes de retinae structura penitiori.*

Die Retina des Frosches ist am häufigsten untersucht, so schöne Erläuterungen sie in vieler Beziehung bietet, so ist sie zu senkrechten Durchschnitten schon wegen des kleinen, schwer auszubreitenden Materiales nicht zu benutzen; auch ist sie durch die geringe Grösse der Ganglienzellen die Quelle manchen Irrthums geworden. Die Retina der Vögel bietet zu kleine Elemente dar, um nicht den Zusammenhang noch mehr zu verstecken und den Forscher rasch zu ermüden. Die Netzhaut des Menschen, obgleich von vielen als Grundstein der Untersuchung angesehen, bietet aus vielen Gründen die häufigste Gelegenheit zu Irrthümern und ist in wünschenswerth frischem Zustande nur sehr selten, durch besonderen Zufall zu erlangen. Andere Thiere bieten der Retinaforschung andere Hindernisse.

Nach vielfachen Untersuchungen ist mir unter allen Thieren die Netzhaut des grönländischen Walfisches (*Balaena mysticetus*) als diejenige erschienen, welche nicht allein den ganzen Zusammenhang des Retinabaues, sondern auch mit Ausnahme der Stäbchen die Verhältnisse der einzelnen Elemente in der grössten Klarheit erforschen lässt. Daher werde ich die Netzhaut des Walfisches allein beschreiben und, wo es nöthig ist, die abweichenden Resultate von anderen Thieren in diese Beschreibung einschieben, hauptsächlich wird dies nur die Stäbchenschicht treffen. Nachher will ich dann im Allgemeinen die Structur der Retina bei allen Wirbelthieren betrachten und endlich aus den gewonnenen Resultaten und nach den Ergebnissen der physiologischen Optik die Functionen der einzelnen Theile zu bestimmen suchen. Die Nebeneinanderstellung und gleiche Behandlung mehrerer Thierclassen nach dem Vorgange von H. Müller scheint mir nicht vortheilhaft, weil durch sie die Langeweile des Lesers und Nichtbeachtung des Wesentlichen hervorgerufen wird, auch nach der Aufstellung eines gewissen Typus durch eigene Untersuchung bei allen Wirbelthieren das Richtige leicht gefunden werden kann.

Die Polemik, welche leider in unserer Zeit einen so grossen Bestandtheil aller histologischen Arbeiten ausmacht, habe ich so viel als möglich vermieden, um die Sache selbst nicht zu stören und in ein falsches Licht zu setzen. Eine ausführliche Darstellung der Literatur habe ich ganz unterlassen, weil dieselbe in den letzten Jahren nur in kleinen Journalaufsätzen und Dissertationen bestanden hat. Mit der grössten Mühe würde es nicht gelungen sein alle Aufsätze über die

Retina zusammenzustellen, denn die Gesichtspuncte der Schriftsteller führen uns bald auf histologisches, bald auf physiologisches, bald auf psychophysisches Gebiet. Um so mehr schien aber eine Zusammenfassung der gewonnenen Resultate wünschenswerth.

Was die Präparationsmethode anbetrifft, so ist vor Allem zu betonen, dass immer frisches Material benutzt werden muss. Die Walfischaugen sind kurz nach dem Tode in die conservirende Flüssigkeit gelegt und werden durch die zolldicke Sclera vor Diffusion der Flüssigkeit sehr geschützt. Zur Conservation und Erhärtung habe ich früher hauptsächlich Chromsäure und chromsaures Kali in verdünnten Lösungen angewandt; alle Walfischaugen, welche in solchen Lösungen gelegen hatten, waren durch die Kälte vernichtet und ich habe nur die in Alkohol gelegten Augen erhalten. Diese waren aber so gut conservirt, wie ich es bei Chromsäurepräparaten niemals gefunden habe, und ich ziehe in Folge davon für die meisten Untersuchungen eine Mischung von Alkohol und Wasser zu gleichen Theilen allen anderen Methoden vor. Sie erhält alle Theile der Retina ohne irgend ein Kunstproduct zu erzeugen, giebt ihr den nöthigen Grad von Erhärtung und hat ausserdem den grossen Vorzug, dass sie die Pilzbildung verhütet, welche mir schon manche in Chromsäure conservirte Augen binnen wenigen Tagen für jede weitere Untersuchung unzugänglich gemacht hat. Auch Henle*) hat den Alkohol kürzlich für die Retinauntersuchung empfohlen, doch geht er zu weit in seiner Verdammung der Chromsäure.

Die Anfertigung der mikroskopischen Präparate lässt sich nur durch grosse Uebung in schöner Weise erreichen, die besondere Methode hat keinen so grossen Werth, da jeder selbstständige Untersucher doch zuletzt seinen eignen Weg geht. Der Anfänger lernt jedenfalls aus einfachen Zerzupfungspräparaten am meisten, später sind senkrechte Durchschnitte unerlässlich, allein diese gut anzufertigen erfordert lange Zeit. Ich habe mich mehrere Jahre fleissig geübt, ehe ich mir nur einigermaassen genügende Präparate verfertigen lernte; wenn man es gelernt hat, dann ist es allerdings leicht. Ich habe aber Durchschnitte von jetzt sehr berühmten Mikroskopikern gesehen, deren Durchsichtigkeit sich nur auf einen sehr schmalen Rand des Präparates erstreckte. Solche

*) Nachrichten von der königl. Gesellschaft der Wissenschaften und der G. A. Universität zu Göttingen. Nr. 7. 11. Mai 1864.

schräge Durchschnitte, welche H. Müller allerdings noch empfiehlt, schaden weit mehr als sie nützen, da sie noch weit mehr Fehlerquellen verbergen. Auch gute senkrechte Durchschnitte, welche nicht weiterer Reagentien zur Aufhellung bedürfen, bleiben immer einseitig und enthüllen den Zusammenhang der Elemente weit weniger, als man denken sollte. Immer und immer wird man sich gezwungen sehen, zu Zerzupfungspräparaten zurückzukehren; dabei hat es sich mir sehr gut bewährt erwiesen, feine Durchschnitte durch kleine Verschiebungen des Deckgläschen zu zerreissen und nachher durch Zutröpfeln eines Tropfen Wassers die einzelnen Elemente von einander räumlich zu trennen. So erhält man sehr feine Zerzupfungspräparate.

Die senkrechten Durchschnitte habe ich immer mit einem sehr hohl geschliffenen Rasirmesser gemacht und als Unterlage einen Objectträger benutzt. Diese Glastafel nutzt freilich die Messer sehr ab, aber ihre Durchsichtigkeit erleichtert die richtige Führung des Messers, ihre Festigkeit unterstützt in dem Erhalten des gemachten Präparates. Die Feinheit des Durchschnittes muss der Art sein, dass alle Reagentien, sowohl verdünnte Alkalien, als verdünnte Säuren, zur Aufhellung derselben unnöthig sind; denn durch diese wird einmal eine reiche Quelle zu neuen Irrthümern hervorgerufen und zweitens wird auf diese Weise lange nicht diejenige Feinheit des Schnittes erreicht, welche zu einem übersichtlichen Betrachten auch nur des kleinsten Theiles der Retina nöthig ist. Wenn ich so genau auf diese scheinbar kleinlichen Verhältnisse eingehe und die Schwierigkeiten der Netzhautuntersuchungen hervorhebe, so geschieht dies nur aus dem Grunde, dass ich die Gewissenhaftigkeit des Forschers weit höher stelle, als die moderne rasche Eleganz, welche in jetziger Zeit die Histologie zu beherrschen scheint, welche rasch blendende Effecte erhaschen will, es aber nicht scheut binnen Jahresfrist die eben noch so prätentiös und vollständig dargestellten Systeme zu widerrufen oder wenigstens in gleich eleganter Weise so zu umschreiben, dass bei richtiger Beleuchtung von denselben nichts übrig geblieben ist.

Die Art, in welcher ich die Retina des Walfisches und nach ihr die der übrigen Wirbelthiere betrachten will, wird von der jetzt gebräuchlichen Methode wesentlich abweichen. Es hat die Forschung der letzten Jahre geleitet durch die senkrechten Durchschnitte nur noch Schichten der Retina behandelt und aus Schichten die Retina zusammengesetzt. Diese Betrachtungsweise ist ebenso einseitig, wie senkrechte Durchschnitte als alleinige Untersuchungsmethode. Alle Schichten der Retina, vielleicht mit Ausnahme der Stäbchenschicht, enthalten völlig verschiedene Bestandtheile; alle Schichten verändern ihre Bestandtheile je nach der Gegend der Retina so bedeutend, dass sie sich im Centrum und in den peripherischen Partieen nicht mehr gleichen. Desshalb habe ich mich nach reiflicher Ueberlegung entschlossen, den gewöhnlichen Weg zu verlassen, die Retina nach der Natur ihrer Bestandtheile einzutheilen und die Schichteintheilung nur als Unterabtheilung zu benutzen. Die Retina besteht aus Nervengewebe und Bindegewebe, beide durchsetzen sich in allen Richtungen, um den Bau der Retina hervorzurufen. Nach der genauen Beschreibung des einen Theiles ergiebt sich Quantität und Form des andern nothwendig als Rest der Retina. Mit alleiniger Ausnahme der Stäbchenschicht werden alle Schichten aus Bindegewebe und Nervengewebe zusammengesetzt. Das Bindegewebe ist dabei der constantere Factor, da es aus einem einfachen Gewebe besteht, dessen Theile sich nur wenig in den Schichten ändern. Das Nervengewebe dagegen wird aus sehr verschiedenen Formen gebildet, aus Nervenfasern, Ganglienzellen und dem an die Aeste der letzteren sich anschliessenden, complicirten Endapparat. Da in senkrechten Durchschnitten diese mannichfachen Formen das Auge hauptsächlich auf sich lenken und sie auch in den centralen Theilen bei weiten die grösste Masse der Retina bilden, so haben sie den Namen der Schichten bedingt.

Wenn ich daher in der Betrachtung der ganzen Retina die Natur des Gewebes als entscheidendes Gewicht annehme, so behält doch die Schichteintheilung ihr altes Recht, sobald das Nervengewebe allein betrachtet wird. In Bezug auf das Nervengewebe werde ich sie daher beibehalten, doch muss immer bei dem Gebrauch derselben bedacht werden, dass neben dem Nervengewebe noch Bindesubstanzen zur Bildung jeder einzelnen Schicht gehören. Was die Schichten selbst betrifft, so können nicht alle früher angegebenen Schichten beibehalten werden, auch hielt

ich es für nöthig, einen der Müller'schen Namen zu ändern. Es bleiben danach von aussen nach innen:

die Stäbchenschicht

die Körnerschicht { äussere Körnerschicht / Zwischenkörnerschicht / innere Körnerschicht }

die (äussere) Faserschicht, (granulöse Schicht von Müller)

die Ganglienzellenschicht

die Nervenfaserschicht

Limitans.

Den Beweis für die Nothwendigkeit dieser Aenderungen kann ich natürlich erst in der Arbeit selbst geben. Nehmen wir die Limitans aus, so sind alle Namen, selbst die (äussere) Faserschicht, auf das in den Schichten enthaltene Nervengewebe gegründet.

Capitel 2.

Das Bindegewebe und die peripherische Endigung der Retina des Walfisches.

In der Untersuchung der Retina gilt der Satz fast vor allen, dass jeder kleinste Theil derselben in besonderen Gebieten der Retina und zur richtigen Würdigung in besonderen Thierclassen aufgesucht werden muss. Jeder Theil überwiegt die übrigen relativ an Masse an irgend einer Stelle der Retina, hier treten seine specifischen Eigenschaften deutlicher hervor und können besser gewürdigt werden als an anderen Stellen, wo andere Theile mehr überwiegen und die betreffenden verdecken. Bald sind es centrale, bald mehr peripherische Regionen, welche die Bedeutung des einzelnen Elementes am schärfsten hervorheben, seine gröbere oder feinere Form in anderen Regionen genauer würdigen lassen, und zur richtigen physiologischen Auffassung festere Anhaltspuncte geben. Die

Richtigkeit dieses Satzes leuchtet immer mehr ein, je länger man bei dem Studium der Retina verweilt. Oft habe ich mich Wochen lang mit der Aufklärung eines kleinen Punctes beschäftigt und kam trotz der feinsten Durchschnitte, trotz immer genauerer Zeichnungen nicht zu einer völlig klaren Anschauung; begann ich dann nach einiger Zeit mit einer andern Region der Retina, so ergab sich bei freilich immer steigender Fertigkeit in Bereitung der Präparate nicht selten schon in der ersten Stunde ein Resultat, welches meine Erwartungen weit übertraf, meine bisherige Ansicht wesentlich modificirte. Eben so sehr wird man bei schwierigen Puncten unterstützt, wenn man das Untersuchungsobject durch Vornahme anderer Thierclassen verändert. Freilich folgt hieraus von neuem, dass ein gelegentliches, vorübereilendes Studium der Retina immer nur unklare, unbestimmte Anschauungen hervorrufen kann und erst eine lange Zeit, wiederholte Untersuchungen die Sicherheit hervorrufen, welche dem nach der Wahrheit strebenden Forscher genügt.

So eignet sich zum Studium des Bindegewebes in der Retina besonders die Netzhaut nicht sehr feinsichtiger Thiere, und vor Allem die des grönländischen Walfisches (*Balaena mysticetus*). Bei allen Thieren ist aber das Bindegewebe in den peripherischen Partieen der Retina aufzusuchen, in diesen lässt sich der Bau desselben, die kleinsten Theile, welche es zusammensetzen, am leichtesten und sichersten erkennen. Bekanntlich verdünnt sich die Netzhaut vom Eintritt des Opticus continuirlich, in den centralen Partieen ist dies weniger zu bemerken und die Verdünnung auch nicht so beträchtlich. Für das unbewaffnete Auge wird die Verringerung des Dickendurchmessers erst einige Millimeter vor dem Aequator des Bulbus bemerkbar, von hier ab nimmt sie aber sehr rasch zu und ist leicht nachzuweisen. Der vordere Rand der isolirten Netzhaut, die sogenannte *ora serrata*, endigt fein, nicht verdickt, zackenförmig nach vorn; die Verdünnung der Membran ist so weit vorgeschritten, dass sie nur etwa noch den vierten Theil derjenigen Dicke besitzt, welche den centralen Partieen zukommt. Der zackige Rand ist als ein Product der Zerreissung anzusehen. Dicht vor der *ora serrata* sind noch alle Schichten der Retina deutlich zu erkennen; mit Ausnahme der Limitans haben sie alle an der Verdünnung Theil, aber in sehr ungleichmässigem Grade, je nach der Natur ihres Hauptbestandtheiles. Die äusserste peripherische Endigung der Retina, ihr Zusammenhang mit der *membrana hyaloidea*, ist erst nach der Beschreibung des Bindegewebes

zu verstehen. Zur Demonstration des Bindegewebes habe ich in der Walfischretina die Gegend ausgewählt, welche nach dem Centrum hin acht Millimeter von der *ora serrata* entfernt ist; ihr entspricht in der menschlichen Retina eine Entfernung von vier Millimeter von der *ora serrata*. An diesen Stellen ist das Nervengewebe so weit vermindert, dass die Zusammensetzung des Bindegewebes am leichtesten erkannt wird. Erst nachdem das Bindegewebe in dieser Gegend dargestellt ist, wird seine Form in den centralen Partieen und in der *ora serrata* selbst verstanden werden.

Acht Millimeter von der *ora serrata* überwiegt die Masse des Bindegewebes die des Nervengewebes so beträchtlich, dass die Reste des letzteren den Bau des ersteren gerade durch ihre Gegenwart klar machen; und die Elemente des Bindegewebe zeigen hier ihre höchste Ausbildung, was ihre Masse anbetrifft. Die Zahl der einzelnen Elemente ist schon beträchtlich vermindert, ihre Grösse und Ausdehnung hat zugenommen.

Die innerste Schicht der Retina, die *membrana limitans*, ist von jeher zum Bindegewebe gerechnet; sie bildet überall, sowohl im Centrum, als auch in den peripherischen Regionen eine gleichförmige Membran, deren Dicke nur in kleinen Dimensionen schwankt. Man kann die Dicke wohl zu 0,003 Mm. annehmen; doch hat eine solche Bestimmung nur geringen Werth, da die überall von ihr abtretenden Fasern ihre Dicke zu vermehren scheinen und dies je nach der Gegend in sehr verschiedenem Grade thun. Auf feinen Durchschnitten kommt die Limitans den Glasmembranen sehr gleich, doch scheidet sie sich von der anliegenden Glaskörpermembran durch schärfere dunklere Contouren und einzelne zackige Unterbrechungen, welche in ziemlich regelmässigen Zwischenräumen die Membran durchsetzen. Die innere Oberfläche gegen den Glaskörper zeigt kleine Lücken und Vorsprünge, in welche sich die Hyaloidea gleichmässig hineinlegt. Nach den peripherischen Partieen wird die Limitans etwas breiter und jene dunklen zackigen Linien treten mehr in ihr hervor. Auch ohne die von der Limitans abtretenden Fasern würden diese dunklen Linien die Zusammensetzung der Limitans aus Fasern verrathen. Die Verschmelzung derselben ist nicht so weit gediehen, dass eine völlig homogene Membran entstanden ist. Durch Zerreissung lassen sich die Fasern isoliren, sie sind nicht überein gross, man kann aber eine durchschnittliche Breite von 0,003 Mm., eine Länge von 0,06 Mm. annehmen. Die Faser wird von einer Zelle gebildet, deren Membran die Form,

Durchsichtigkeit, kurz alle Eigenschaften der Faser besitzt oder vielmehr ihr verleiht. Die Endigung der Zellen ist meist abgerissen, nach beiden Seiten aber spitz. In der Mitte der Zelle findet sich immer ein ovaler Kern mit Kernkörperchen, von diesem aus lässt sich die Ausdehnung der Zelle berechnen (Fig. 1 u. 3). Man findet in der Limitans nicht so viele Kerne, wie Fasern in sie eingehen; es vereinigt sich nämlich nicht die ganze Masse der Zellen zur Limitansbildung, sondern oft geht nur ein sehr kleiner Theil derselben in dieser auf. Die meisten Zellen drehen sich nach mehr oder weniger langem Verharren in der Richtung der Membran unter einem stumpfen, zuweilen selbst unter einem rechten Winkel nach aussen und durchsetzen so die beiden anliegenden Schichten der Retina, Nervenfasern und Ganglienzellen. (Fig. 9, 10 u. 11). Da nun bei weiten die grösste Zahl der Zellen weniger wie die Hälfte ihrer Masse in die Bildung der Limitans eingehen lässt, so folgt nothwendig, dass der Kern, welcher ziemlich genau die Mitte der Zelle einnimmt, sich ausserhalb der Limitans befindet. Nur die Kerne derjenigen Zellen liegen in der Limitans, welche ganz oder wenigstens bis über die Hälfte in dieselbe aufgehen, zur ganzen Zahl sind diese aber in verschwindender Minderheit. Die Bildung der Limitans geschieht also durch feste Verkittung (nicht Verschmelzung) von einzelnen Faserzellen und deren Aesten; der Zusammenhang der einzelnen Theile ist äusserst fest, nur selten gelingt es durch grosse Gewalt die Zellen zu isoliren und fast immer fehlen Stücke an denselben oder es hängen Stücke anderer Zellen an ihnen. Die Breite einer Zelle bestimmt immer die Breite der Limitans, nur die schmaleren Enden werden von den Enden anderer Faserzellen gedeckt, doch auch hierdurch wird nur die einfache Breite hervorgerufen.

Die breiten Limitansfasern, welche Müller (l. c. Fig. 26 *e* u. *f*) abbildet, sind durch frühe Zusammenschmelzung mehrerer Faserzellen entstanden. Es kommt diese Verschmelzung nicht sehr häufig vor, eine gewisse Verdickung der Limitans wird dadurch hervorgerufen. Die Fortsätze der Membran nach aussen durchsetzen zunächst die Nervenfaserschicht und die Ganglienzellenschicht; es geschieht dies dadurch, dass, so wie eine Zelle aufhört, eine andere schon begonnen hat, ihre beiden einander entgegenlaufenden Aeste sich vereinigen. Die Fasern, welche so entstehen, behalten nicht dieselbe Breite, erreichen oft eine Breite von 0,004 Mm., durchkreuzen sich vielfach; ihr Ansehen gleicht der

Limitans an glasiger Starre völlig, die Contour ist dunkel, an den bestimmten Stellen enthalten sie die beschriebenen Kerne. Essigsäure macht gar keinen Eindruck auf die Fasern, ausser dass sie etwas heller werden; eben so wie in der Limitans selbst ist eine exacte Isolirung einer Zelle fast unmöglich (Fig. 1). In gröberen Zerzupfungspräparaten sieht man an einer Zelle einen, oft beide Aeste nicht so gar selten mit zwei Schenkeln entspringen, doch ist dies nur als Vereinigung zweier Aeste verschiedener Zellen anzusehen (Fig. 6). Acht Millimeter von der *ora serrata* haben die Nervenfasern schon aufgehört eine zusammenhängende Schicht zu bilden, ebenso sind die Ganglienzellen durch breite Zwischenräume von einander getrennt. Den Raum der Nervenfaserschicht, welche immer eine gewisse Breite behauptet und die Zwischenräume der Zellen füllen die von der Limitans ausgehenden Fasern aus, indem sie zur Bildung eines vielfach verschlungenen Fasernetzes zusammentreten (Fig. 9). Da die Winkel, unter welchen die Fasern von der Limitans abgehen, so bedeutend differiren, so müssen sie sich vielfach begegnen, entweder kreuzen sie sich einfach oder sie verbinden sich und aus ihrer Vereinigung entstehen neue Aeste durch fortwährenden Anschluss anderer Zellen. Das so entstehende Fasernetz bildet von der Limitans bis zur äusseren Faserschicht meist drei Etagen, von denen die erste die Breite der Nervenfaserschicht, die beiden folgenden die Breite der Ganglienschicht erfüllen und fehlen wo die Ganglienzellen sich finden. In den Maschen des Netzes liegen die Nervenfasern, sonst aber müssen die Balken desselben dicht aneinander liegen, vielleicht nur durch etwas Flüssigkeit getrennt; die Gefässe trennen die Balken natürlich weit von einander.

Die Balken des Netzes gehen dann nach aussen in die äussere Faserschicht über, ebenfalls unter sehr verschiedenen Winkeln. Die Faserschicht besteht aus Fasern sehr verschiedener Art. Nehmen wir die faserartigen äussern Fortsätze der Ganglienzellen fort, so bleibt ein äusserst verwickeltes Fasernetz zurück, dessen Elemente, völlig isolirt dargestellt, denen des eben beschriebenen Fasernetzes sehr gleichen. Das Grundelement (Fig. 1 u. 3) ist die zweiästige Faserzelle, so vielfach aber combinirt (Fig. 6 u. 7), dass eine klare Darstellung nur schwer gelingt, immer sind es nur kleine Stücken der Schicht, welche sich entwirren lassen. Die Form der einzelnen Zelle ist in Fig. 1 dargestellt, nach dem Centrum hin wird sie feiner (Fig. 3), nach der *ora serrata* hin massiver (Fig. 7c). Die Zellen sind fein granulirt, vielleicht enthält die Membran im frischen

Zustande einen geringen, flüssigen Inhalt; sonst aber besteht die Hauptmasse der Zelle aus der resistenten Membran, welche die beiden Aeste allein bildet und auch die grössere Masse des Körpers. Dieser umschliesst in seiner Mitte einen runden, scharfcontourirten Kern mit dunklen Kernkörperchen; der Durchmesser des Kerns beträgt 0,002—0,006 Mm. Die Breite der Zelle stimmt mit dem Durchmesser des Kerns überein, die Länge ist sehr verschieden und zwar in allen Theilen der Retina, die grösste Länge beträgt etwa 0,05 Mm., die kleinste 0,03 Mm. Der Verlauf der Aeste ist immer der Art, dass sie sich untereinander vielfach verbinden und leicht gewinnt die Zelle dadurch das Ansehen einer vielästigen. Die Aeste der Bindegewebszellen unterscheiden sich dadurch hauptsächlich von den Aesten der Ganglienzellen, dass sie sich niemals in kleinere Aeste theilen, sondern immer nach diesen scheinbaren Theilungen, also eigentlich Vereinigungen zweier Zellenäste, den gleichen Durchmesser bewahren. Durch den Zusammentritt der Zellenäste bildet sich das Wundernetz der äusseren Faserschicht, zu dessen Aufklärung M. Schultze den ersten Schritt gethan hat. Beim Walfisch bedarf man aber der 800fachen Vergrösserung nicht, man kommt mit 300facher aus und dadurch gewinnt der Befund um so mehr an Sicherheit, als er sich der Controle nicht entzieht. Einige kleine Stücke dieses Netzes habe ich Fig. 7 dargestellt; grösser habe ich sie nicht erhalten, da auch Essigsäure nicht in der Untersuchung fördert.

Das Bindegewebe der Faserschicht ist also völlig analog dem des Fasernetzes, welches wir zwischen der Limitans und der Faserschicht ausgebreitet fanden. Es unterscheidet sich von diesem durch grössere Feinheit der Elemente, besonders der Zellenäste, durch häufigere Verbindung der Aeste untereinander und durch geringere Isolirbarkeit der Elemente. Sonst ist der Bau völlig derselbe, es gehen die Fasern des einen Netzes unmittelbar in die des andern über. Die Maschen des Netzes der Faserschicht sind aber alle gefüllt durch die äusseren Fortsätze der Ganglienzellen; da diese alle möglichen Durchmesser von 0,015 Mm. bis zu 0,0025 Mm. herab haben und in allen erdenklichen Richtungen die Faserschicht durchsetzen, so ist es ihnen möglich alle die so verschieden grossen Lücken der Bindesubstanz auszufüllen. In wie grossem Maasse dadurch die Untersuchung der Schicht erschwert wird, lehrt die Verworrenheit der Ansichten über die granulöse Schicht, bis M. Schultze die erste richtige Darstellung gab. Da die Fortsätze der Ganglienzellen

von 0,015 Mm. bis 0,0025 Mm. in ihrem Durchmesser schwanken, so ist natürlich ein Punct innerhalb ihrer progressiven Theilungen zu finden, wo ihre Dicke mit der des Balkennetzes der Faserzellen genau übereinstimmt. Wenn nun auch bei grösseren Stücken die früheren und späteren Theilungen den Nervenzellenfortsatz nachweisen, so könnte doch bei kleineren eine Verwechslung möglich scheinen. Desshalb habe ich besonders die Figur 6 zusammengestellt, welche die kleineren Theile des Bindegewebes darstellt. Durch ihren starren Glanz, die dunkle Contour und die Vereinigung mit gleich dicken Aesten unterscheiden sie sich völlig sicher von den zart punctirten, blasseren Fortsätzen der Nervenzellen. Eine Verwechslung der Faserzellen mit den blassen varicösen Nervenfasern ist leicht zu vermeiden.

Wie nun die Zellen aus dem Fasernetz zwischen Limitans und Faserschicht unmittelbar in die Fasern der letzteren übergehen, ebenso setzen sich die Zellen der Faserschicht noch nach aussen in die Körnerschicht fort zur Bildung eines neuen Fasernetzes. Doch ist die Anordnung des Bindegerüstes eine wesentlich andere, wie in den inneren Schichten (Fig. 8). Es erstreckt sich das Gerüst des Bindegewebes bis zur inneren Endigung der Stäbchenschicht, durchsetzt also die ganze Körnerschicht und zwar nach einem Typus, welcher mit zwei, wesentlich verschiedenen, aber doch untergeordneten Modificationen sich durch die ganze Breite dieser Schicht gleich bleibt. Das Grundelement des Bindegewebes innerhalb der Körnerschicht sind wieder die schon beschriebenen Faserzellen (Fig. 1), doch herrschen die breiteren Formen vor und an sie schliessen sich die einfachen Formen der Figur 2 an. Die Zellen bestehen also aus einer hellen durchsichtigen Membran, deren äussere Contour nicht sehr scharf ist, einem sehr geringfügigen, fein granulirten Inhalt, welcher oft kaum nachweisbar ist, und einem rundlichen Kern. Kern und Inhalt der Zellen stimmen mit den Zellen der Faserschicht genau überein; nur in der Membran, welche allerdings, wie bei allen Bindegewebszellen, der Function vorsteht, beruht die Abänderung der Zellen Sie scheint in einer Ausdehnung und Durchsichtigwerden der Membran zu bestehen, das Schwächerwerden der Contour ist eine natürliche Folge davon.

Während von der Limitans bis zur Körnerschicht sich das Netz des Bindegewebes durch die grösste Unregelmässigkeit auszeichnet und ein äusserst verwickeltes Gewirre darstellt, beginnt innerhalb der Körnerschicht eine sehr bestimmte Anordnung der Zellen. Alle Aeste verlassen

die Faserschicht nach aussen unter einem rechten Winkel; durch Anhängung neuer Zellen entstehen immer neue Fasern aus ihnen. Diese Fasern bewahren die radiale Richtung eine gewisse Länge hindurch und biegen sich dann unter einem abgerundeten, aber genau rechten Winkel einander entgegen, und bilden durch Vereinigung einen vollständigen Bogen (Fig. 8). Von den ersten Bogen erheben sich nach aussen neue bis die innere Grenze der Stäbchenschicht erreicht ist. Die Zahl der Bogen innerhalb der Körnerschicht ist nicht constant, meist sind es drei; doch ist die Höhe der nebeneinander liegenden Bogen nicht gleichförmig, es können daher dicht nebeneinander vier Bogen und zwei Bogen übereinander stehen. Am constantesten ist die Höhe des ersten Bogen; da hier zugleich die Körper mehrerer Zellen zusammenliegen, so könnte man hier die Zwischenkörnerschicht H. Müller's suchen, allein ihre Höhe bleibt nicht durch die ganze Retina gleich und es hat keinen Werth diesen Theil von dem völlig übereinstimmenden äusseren Fasernetz durch eine besondere Bezeichnung abzutrennen.

Die Bildung der Bogen geschicht also durch Vereinigung der Zellen, dabei ist aber als Regel festzuhalten, dass je eine Zelle einen Bogen herstellt, indem von dem dickeren Körper die schmaleren Aeste sich rund abbiegen. Der Kern der Zelle liegt meistens in der Mitte des Bogens (Fig. 1 u. 12). Die Grösse des Bogens entspricht also gewöhnlich der Grösse einer Zelle; ist der Bogen kleiner wie eine Zelle, so bildet er nur einen Theil einer Zelle; ist er grösser, so gehen zwei Zellen in ihm auf. Im Allgemeinen ist die Concavität der Bogen gegen innen gerichtet, mit Ausnahme der äussersten Bogenreihe, in der sie regelmässig nach aussen sich wendet. Das Bogennetz durchsetzt die Körnerschicht in allen Richtungen, so dass sowohl Längs-, als Querschnitte dieselbe Ansicht von ihm geben. Der Zusammenhang der Bogen geschieht durch ihre Enden und meistens fallen in die Verschmelzung zweier Enden die Spitzen der oberen Bogen hinein; durch die Isolation solcher Bogenenden entsteht der Anschein eines Systemes radiärer Fasern.

Die äusserste Bogenreihe reicht mit ihrem Ende bis an die Stäbchenschicht, in gröberen Durchschnitten erhält durch den Zusammentritt der Stäbchenenden und der scharfen Contour der Bindegewebsbogen diese Gegend eine fast gleichmässige doppelte Begrenzung, doch existirt keine fortlaufende *membrana limitans externa*, wie sie M. Schultze dar-

gestellt hat. Die Art, wie die äussere Begrenzung des Bindegewebes zu Stande kommt, bedarf noch einer besonderen Beschreibung.

So einfach, wie ich bis jetzt die Bogenbildung beschrieben habe, ist sie doch nicht, sie wird complicirt durch eine Metamorphose der Zelle, welche ich als glasige bezeichnen muss (Fig. 2 u 4). Am deutlichsten kann man dieselbe in der innersten Bogenreihe verfolgen, weil hier jede Zelle in dieser Weise verändert ist. Es betrifft die Metamorphose nur die Zellenmembran, welche zunächst verschmilzt und nur ein einfaches Blatt darstellt; der etwaige Inhalt sammelt sich in feiner Granulirung dicht um den Kern. Am leichtesten lässt sich die Veränderung der Membran an solchen Zellen begreifen, wo die Aeste sich scheinbar in mehrere Aeste auflösen und zwischen diesen ein feines, schleierartiges Gewebe ausgespannt ist (Fig. 2). Häufig findet man eine Zelle, deren einer Ast wie gewöhnlich gebildet ist, während der andere sich entweder gleich hinter dem Kern oder in einiger Entfernung von demselben membranartig ausbreitet und allmälig die sechsfache Breite der Zelle erreicht. Die Dickendimension eines solchen Astes ist fast gleich Null, wenigstens unter dem Mikroskop nicht zu erkennen, daher ist ihre Durchsichtigkeit diejenige der Glasmembranen. Ein isolirter Fortsatz dieser Art kann vollständig das Stück einer Glasmembran vortäuschen. Nicht immer nimmt diese glasige Veränderung einen ganzen Ast ein, oft nur einen Theil desselben, dann wird er auf beiden Seiten von unveränderten Partieen des Astes eingeschlossen (Fig. 2). Durch diesen Vorgang erhält der betreffende Zellentheil ein glänzendes Aussehen, die Contour tritt scharf hervor. Ebenso wie ein Ast sich dermassen ausbreitet, kann die Veränderung auch beide Aeste betreffen und endlich die ganze Zelle. Es entstehen durch die unendlichen Variationen, welche in diesem Vorgange möglich sind und sich wirklich finden, die wunderlichsten Zellenformen, eine grosse Zahl habe ich in Figur 2 und 4 abgebildet. Der Kern liegt immer an einer Stelle, welche dem künstlich zu berechnenden Mittelpunct der Zelle entspricht; durch ihn allein gelangt man zur richtigen Beurtheilung des Membransystems, welches die erste Bogenreihe des Bindegewebes nach aussen von der Faserschicht zusammensetzt. Die Aeste der Zellen zeichnen sich noch durch scharfe Leisten aus, zwischen denen die Membranen ausgespannt scheinen, es sind die schon früher erwähnten scheinbaren Theilungen der Aeste; man muss sie als glasig veränderte Substanz, welche nicht in

gleicher Weise die Ausdehnung der Schleiermembranen erfahren hat, auffassen.

Der Zweck dieser Bildung ist leicht zu verstehen, es entstehen dadurch völlig von einander getrennte kleine Hohlräume, entweder vermittelst des Zusammenhanges zweier Zellen oder durch die Leisten einer Zelle. Die Membransysteme stossen in rechten Winkeln aufeinander; es ist daher klar, dass sie kleine, abgerundet quadratische Hohlräume umschliessen müssen. (Ich bin nach der Beschreibung von M. Schultze nicht ganz klar, ob diese Hohlräume mit den von ihm beschriebenen Lacunen übereinstimmen). In Figur 4 habe ich dargestellt, wie diese Cavernen aus einer Zelle sich oft zu mehreren bilden; in Figur 5, wie mehrere Zellen zu solchen Cavernen zusammentreten. Die Grösse einer Zelle überwiegt im Allgemeinen die des von einer Caverne umschlossenen Raumes um das doppelte und dreifache; man kann daher mit Sicherheit annehmen, dass sich jede Zelle an der Bildung von zwei und drei solcher Cavernen betheiligt. Die Kerne der Zellen liegen in diesem Systeme an sehr unbestimmten Stellen.

Die Cavernen sind zur Aufnahme der später zu beschreibenden Zellen der Körnerschicht bestimmt, das Gewebe der Schleiermembranen ist aber ein so festes und schwer zerreissliches, dass die Isolirung jener Zellen mit ihren äusseren und inneren Faden nur sehr selten gelingt.

Die erste Bogenreihe geht also in diese Membranen völlig auf, die zweite stellt die einfachsten Bogen dar; erst in den äussersten Bogen findet sich diese glasige Veränderung wieder und zwar in etwas anderer Weise, wie in der innersten Reihe. Die Zellen, welche die äussersten Bogen bilden, gehen niemals ganz in die Membranen über; immer sind es nur kleine Stücken der Zellen, welche so verändert werden. Wie schon erwähnt, wenden die äussersten Bogen ihre Concavität nach aussen und der Zellenkörper mit dem Kerne liegt von der äussersten Grenze entfernt. Danach sind es die Enden der Aeste welche jener Veränderung unterliegen, sie verschmelzen vielfach mit einander, bilden aber keine Membran, sondern ein durchlöchertes Netz Die Maschen dieses Netzes sind nicht gross, aber doch grösser, als der Querschnitt eines Stäbchens. Eine Betrachtung der Fläche (Fig. 12) lehrt über die Construction desselben nichts, da die Membranen so fein sind, dass ein Unterschied zwischen Lücke und Faser nicht sicher möglich ist. Die genauesten senkrechten Durchschnitte lehren aber, dass die *membrana limitans*

externa nicht als Membran, sondern als die äusserste Bogenreihe aufzufassen ist, zwischen der membranartig einige Aeste der Zellen glasig metamorphosirt sind. Völlig entscheidend über die Verwerfung der *limitans externa* sind die Präparate aus dem Centrum der Retina; gegen die *ora serratà* hin findet sich allerdings eine Bildung, welche man vielleicht Membran nennen könnte. Beide Gegenden werden noch besonders besprochen werden.

Auch in der Limitans selbst lassen sich öfters Fasern nachweisen, welche in der beschriebenen Weise glasige Veränderung eingehen.

Ueber die Natur dieser Zellenmodification kann ich ausserdem nichts angeben, Reagentien verändern den glasigen Glanz nicht, langes Liegen in Wasser schwächt ihn etwas; der Kern scheint durch die Aenderung der Membran niemals verändert zu werden.

So haben wir die Anordnung der Bindegewebszellen von der Limitans bis zur Stäbchenschicht verfolgt, es bleibt nur noch übrig, die Verbindung der Zellen untereinander näher zu betrachten, da durch diese erst das Fasernetz entsteht und seine beträchtliche Festigkeit erklärt wird (Fig. 6). Die Aeste der Zellen gehen unmittelbar in einander über, so dass niemals zu sagen ist, wo die eine Zelle beginnt, die andere aufhört. Wo die Aeste in jene Schleiermembranen sich verwandeln, wird selbst eine ungefähre Scheidung der Zellen ganz unmöglich; wo die Aeste einfach gebildet sind, lässt sich wenigstens die Stelle bestimmen, an welcher zwei Zellen in einander übergehen. Die Winkel, unter welchen die Zellen aufeinander stossen, sind natürlich sehr verschieden; immer gehen aber die Contouren der Aeste unmittelbar in einander über. Oft sind zwei Zellen durch einen kurzen dicken Ast verbunden, die eine setzt die Richtung der anderen fort; oft stossen die Aeste unter spitzem Winkel zusammen und aus ihrer Vereinigung scheint ein neuer Ast zu entstehen, welcher aber einer dritten Zelle angehört; oft lehnt sich ein Ast nur an einen andern und dieser setzt seine Richtung vor wie nach fort. Von den Aesten selbst habe ich niemals Seitenzweige ausgehen sehen, ohne Einschiebung neuer Zellen endigt das Fasernetz. Nur an zwei Stellen liegen die Zellen mit den breiten Seiten aneinander; an einzelnen Puncten der Faserschicht in der Nähe der *ora serrata* (Fig. 7 *c*), und am äussersten Punct der innersten Bogenreihe, (als sogenannte Zwischenkörnerschicht). Doch sind die Zellen nicht sehr fest verbunden, leicht zu zerreissen;

ein Uebergang der Contouren findet niemals statt, es ist dies also eine einfache Anlagerung, keine Verbindung.

Die Gefässe der Walfischretina bestehen nicht allein aus einfachen Capillaren, sondern zum Theil auch aus grösseren Gefässen bis zu 0,06 Mm. Durchmesser; sie liegen alle dicht an der Limitans oder in dem von ihr sich zur Faserschicht erstreckenden Fasernetze; wenn daher ihr Durchmesser stärker als die Breite des letzteren ist, wird die Limitans von ihnen gegen das Innere des Auges oft beträchtlich ausgedehnt. Alle Gefässe stimmen darin überein, dass das Lumen derselben von einer Glasmembran eingeschlossen ist. Ein Epithel auf dieser zu entdecken, verhinderte schon die Maceration durch Alkohol. Die Glasmembran der grösseren Gefässe umgiebt nach aussen eine dichte Lage Faserzellen; die Zellen haben einen kurzen dicken Körper mit zwei langen zugespitzten Aesten, der Körper wird von einem grossen Kern ganz ausgefüllt. Die Zellen bilden eine einfache Querlage um das Gefäss; doch zeichnen sich einige derselben dadurch als Arterien aus, dass sich nach aussen von dieser Querlage noch eine nicht vollständige Längslage solcher Zellen findet. Obgleich diese Faserzellen denen des Bindegewebsgerüstes sehr ähnlich sehen können, findet doch niemals ein Uebergang derselben in dieses hinein statt, die Gefässe lassen sich mit leichter Mühe und ohne Zerreissung aus der Retina loslösen, ihre Aussenfläche bleibt immer eben.

Die Capillaren, in welche sich jene Gefässe nach kurzem Verlauf theilen, zeigen keine Abweichung von dem bekannten Baue. Der Glasmembran sitzt eine ungleichförmige, aber doch ziemlich dichte Lage von Kernen auf; bei der Isolirung der Capillaren sieht man aber nicht selten kleine spitze Aeste aus dieser Lage sich in die Substanz der Retina senken. Man muss daher annehmen, dass einzelne Faseräste aus dem Retinagewebe sich an die äussere Capillarwand anlegen, oder dass zwischen den Kernen der äusseren Lage sich auch einige Faserzellen mit spitzen Aesten befinden. Es könnten dies vielleicht Gefässstücke sein, welche den Uebergang der grösseren Gefässe in die Capillaren vermitteln; dann wäre die letztere Annahme um so mehr wahrscheinlich. Jedenfalls ist der Zusammenhang der Retina mit solchen Gefässen ein festerer. Auch die Capillaren liegen nur innerhalb des Fasernetzes, welches Limitans mit der Faserschicht verbindet, also an Stellen, wo Ganglienzellen liegen, zwischen diesen und der Limitans.

Kurz zusammengefasst stellt sich also das Bindegewebe der Retina in 8 Mm. Entfernung von der *ora serrata* in folgender Weise dar: Ueberall ist die zweiästige Faserzelle das Grundelement. Durch ihre vielfachen Combinationen entsteht das höchst verschlungene Gerüst; von der Limitans bis zur äusseren Faserschicht, diese mit eingerechnet, bilden sie ein cubisches Fasernetz, dessen Entwirrung sehr schwer ist; innerhalb der Körnerschicht ein sehr regelmässiges Bogennetz. — Es bleibt nun noch übrig die Abweichnungen des Bindegewebes in anderen Regionen nachzuweisen; durch sie kann es erst erklärlich werden, wesshalb ich gerade diese Gegend gewissermaassen, als Typus für die Beschreibung des Bindegewebes angenommen habe. Nach zwei Seiten hin werden diese Abweichungen zu verfolgen sein, gegen das Centrum hin und gegen die peripherische Endigung der Retina.

Je weiter man in der Untersuchung des Bindegewebes sich dem Centrum der Retina nähert, um so mehr vermindert sich die Quantität des Bindegewebes, es beruht dies nicht sowohl in einer Verminderung der Zahl der Elemente, als in einem Feinerwerden der Zellen und besonders ihrer Aeste (Fig. 3). Der Kern der Zelle bleibt überall derselbe, behält seine Grösse, seine Contour, aber die Masse der Membran schwindet nach dem Centrum hin immer mehr, einerseits werden dadurch die Aeste schmaler, andererseits verlieren sie auch die glasige Metamorphose mit Ausnahme der innersten Bogenreihe, wo ein Stück der zugehörigen Zellen immer in die Cavernenbildung eingeht. Auf diese Weise gleichen die Zellen des Bindegewebes in den centralen Theilen immer mehr einfachen Spindelzellen, nur endigen ihre Aeste niemals spitz, sondern gehen immer ineinander über, oder sie zeigen durch ein abgestumpftes Ende an, dass sie mit anderen Zellen zusammengehängt haben.

Wenn man die einzelnen Theile der Bindesubstanz im Centrum der Retina durchgeht, so ist die Limitans durchweg feiner, durchsichtiger; die Zellen und Zellenäste, welche in sie eingehen, verschmelzen inniger mit einander, so dass die brüchigen Risse der Membran zurücktreten und sie einer Glasmembran ähnlicher wird. Kerne lassen sich seltener in ihr finden und scheinen etwas kleiner (Fig. 10 u. 11). Die von ihr abtretenden Faserzellen (Fig. 10) verlaufen immer mehr unter bestimmt rechtem Winkel, es ist darin eine stetige Steigerung bis zum Centrum zu bemerken. Sie kreuzen sich daher nicht mehr so häufig und vereinigen sich nicht zur Bildung eines Netzes; das Bindegewebe wird

geringer, die Lücken für die Nervensubstanz grösser. Die Nervenfaserschicht wird im Centrum nur noch von vereinzelten, feinen, glashellen Fasern des Bindegewebes durchzogen. Der Raum der Ganglienschicht wird durch die Zunahme der Nervenzellen eingeschränkter, die Fasern des Bindegewebes drängen sich in dem engen Zwischenraume zwischen zwei Zellen zu einem dichten Strang zusammen und strahlen bei dem Uebergang in die Faserschicht nach allen Richtungen büschelförmig auseinander (Fig. 11). Eine Vereinigung der Fasern innerhalb dieses Stranges kommt nicht vor.

In der Faserschicht (Fig. 3 u. 7 *a* u. *b*) sind die Fasern schmaler, sie werden im Centrum fast unmessbar fein; die Zahl der Zellen nimmt dagegen zu. Dadurch wird das Netz bedeutend complicirter, die grösseren Lücken verschwinden ganz und die schmalen Aeste umgrenzen fast punctförmige Zwischenräume. Es finden sich Gegenden, wo Durchmesser der Aeste und der Zwischenräume genau übereinstimmen; hier ist die Bindegewebsfaser nur durch ihren glasigen, starren Glanz von den blassen Elementen der Nervensubstanz zu unterscheiden. Am meisten behalten die der Faserschicht zunächst nach aussen anliegenden Bogen die gleiche Structur auch in den centralen Theilen, sie umschliessen in dichten Schleiermembranen die Körnerzellen, aber die Bogen sind kürzer und es betheiligt sich an ihrer Bildung nicht die ganze Zelle. Die Zahl der Cavernen steigt um so mehr mit der Abnahme ihrer Grösse, als sie in anderthalbfacher, selbst doppelter Lage übereinander liegen. Die Zahl der Bogen in der Körnerschicht nimmt überhaupt zu entsprechend der allmäligen Verdickung der Retina nach dem Centrum hin. Die Bogen selbst sind in senkrechten Durchschnitten nur selten zu verfolgen, die Feinheit der Zellen lässt sie zwischen den scharf markirten Körnern ganz verschwinden. Am constantesten lässt sich noch eine Art von Zwischenkörnerschicht aussen an den Cavernen, durch Zusammentritt zweier Zellenreihen gebildet, erkennen. Auch innerhalb der Körnerschicht ist also die Zahl der Zellen eher vermehrt, ihr Volumen dagegen sehr vermindert. Die Verschmälerung der Zellenäste ist am ausgeprägtesten in der äussersten Bogenreihe, sie erreicht überall die innere Endigung der Stäbchen. Es verschwindet aber jede membranartige Ausdehnung in ihr, da die glasige Veränderung der Zellmembran im Centrum der Retina an dieser Stelle völlig aufhört. Die äusserste Bogenreihe ist hier also gar nicht von den übrigen unterschieden, zeigt sich als völlig gleiche

Bildung und es muss aus diesem Grunde eine *membrana limitans externa* verworfen werden. Es könnte dieselbe überhaupt nur dann Geltung finden, wenn sie der Limitans analog ein gleich gebildetes, constantes Bestandtheil aller Retinagegenden wäre. Dies ist aber nicht der Fall. — Die Faserzellen, welche die Bogen in der Körnerschicht zusammensetzen sind in den centralen Partieen kürzer, schmaler; die Contour des Kerns undeutlicher, die des Kernkörperchens scharf. Die Aeste derselben sind sehr schmal und verbreitern sich an ihren Vereinigungsstellen niemals; zuweilen sind sie mit kleinen Anschwellungen besetzt, welche aber durch ihren Glanz vor den Varicositäten der Nervenfasern sich auszeichnen.

Die Veränderungen, welche das Bindegewebe von der erwählten Stelle bis zur Endigung der Retinaperipherie eingeht, sind bedeutend verwickelter und ohne Berücksichtigung der Nervensubstanz gar nicht zu verstehen, so dass es nothwendig ist, die letzten Schicksale dieser hier ebenfalls schon, wenn auch nur vorläufig zu erwähnen. Schon früh verschwindet die Ganglienfaserschicht und die letzten zerstreuten Nervenfasern sind nur schwierig in dem Fasernetze des Bindegewebes aufzufinden. Die Nervenfasern und mit ihnen die ebenfalls sparsam gewordenen Ganglienzellen hören in einer Entfernung von einem Millimeter von der *ora serrata* nach innen gerechnet völlig auf und von diesem Puncte beginnt eine sehr rasche Verdünnung der Retina, welche bis dahin etwa den dritten Theil ihrer centralen Dicke bewahrt hat. Die Körnerschicht und Stäbchenschicht werden dünner, doch behalten sie ihre charakteristischen Elemente noch. Die Stäbchen werden kürzer, stehen nicht mehr dicht aneinander, sondern von immer grösseren leeren Zwischenräumen getrennt; im gleichen Verhältniss mit ihnen verringert sich die Zahl der Körner und Körnerzellen. So rasch geht diese Veränderung vor sich, dass in dem zackigen Rande der Retina, der *ora serrata*, keine Stäbchen mehr zu finden sind und nur noch einzelne zweifelhafte Körner in dem Reste der Retina zerstreut liegen, welcher den vierten Theil der centralen Dicke nicht mehr besitzt. Dieser Rest besteht natürlich nur aus Bindesubstanz, denn selbst jene vermeintlichen Körner erweisen sich bei genauer Untersuchung als Kerne der Bindegewebszellen.

Bis zu dieser Stelle hat das Bindegewebe natürlich auch schon an Masse beträchtlich abgenommen, doch lange nicht in so beträchtlicher Weise, wie das Nervengewebe, im relativen Verhältniss zu diesem nimmt es sogar sehr bedeutend zu. Für das System des Bindegewebes ist als Regel festzusetzen, dass seine Zellen bis dicht vor die *ora serrata* an Dicke zunehmen, die Aeste derselben auch massiver, aber kürzer werden; entsprechend der Retinadicke nimmt die Zahl der Zellen ab. Die Limitans, welche der einfachen Zellenlage gleich zu setzen ist, gewinnt daher an absoluter Dicke sogar nicht unbedeutend (Fig. 10, 11 u. 12); das von ihr aufsteigende Fasernetz umgiebt mit immer breiteren Balken die engeren Zwischenräume; zugleich verkürzt sich der Raum zwischen Limitans und Faserschicht. — Die Faserschicht vermindert ihre Dicke am langsamsten, dagegen gelingt die Entzifferung ihrer Zusammensetzung bedeutend leichter, da die Faserzellen dicker werden und die glasige Natur der Zellenmembranen deutlicher hervortreten lassen. Die dicken massiven Zellen gleichen den feinen Zellen in den centralen Partieen kaum noch; ihre Aeste sind kurz, verbinden sich bald miteinander, lassen kleine Zwischenräume nur zwischen sich, kurz sie geben genau das Bild, welches ich in Figur 9 über das Fasernetz zwischen Limitans und Faserschicht gezeichnet habe. — Am meisten haben die äusseren Bogenreihen an Zahl verloren, die Höhe der Bogen vermindert sich nicht entsprechend, also muss ihre Zahl der Abnahme der Körnerschicht folgen. So wie die Körnerzellen aufhören eine zusammenhängende Lage zu bilden, fehlen auch die zu ihrer Aufnahme bestimmten Cavernen und die glasige Veränderung der Faserzellen in der innersten Bogenreihe vermindert sich ihrer Abnahme entsprechend. Auch die Zellen der äusseren Bogenreihen nehmen an Dicke zu, es scheint dadurch ein Theil von dem Ausfall des Nervengewebes gedeckt zu werden; ihre Länge beginnt in grösseren Dimensionen zu schwanken, demzufolge resultirt eine bedeutende Unregelmässigkeit der Bogenhöhen. Charakteristisch ist für diese Gegend die fortschreitende Bildung einer Membran an der Endigung der äussersten Bogenreihe, hier beginnt die *membrana limitans externa* in ihr Recht zu treten, wenn es erlaubt ist, von einem so kleinen Theil die Structur der ganzen Retina zu bestimmen. Schon acht Millimeter von der *ora serrata* entfernt hatte die äusserste Bogenreihe grosse Neigung zur Umbildung ihrer Fortsätze in glasige Membranen und zwar sind dieselben immer nach aussen gerichtet, weil diese Bogen regelmässig sich mit der

Concavität nach aussen öffnen. Durch das Verschmelzen der Aeste entsteht zuerst ein durchlöchertes Netz; sobald aber die Stäbchen zu rareficiren beginnen, werden die Lücken des Netzes immer kleiner und seltener und endlich findet sich eine geschlossene Membran. Damit nimmt aber zu gleicher Zeit die glasige Durchsichtigkeit derselben ab, zuweilen, wenn auch selten liegen Kerne in ihr und beweisen, dass sich die äusserste Bogenreihe völlig mit ihr verbunden hat. Eigentlich lässt sich also auch dieser Vorgang nur als Einschrumpfen der äussersten Bogenreihe, nicht als Bildung einer *limitans externa* auffassen.

So findet man also die Retina in der *ora serrata*, wo diese Vorgänge eben vollendet sind, ganz aus Bindegewebe zusammengesetzt. Die in den äusseren helleren Bogenreihen zahlreich eingestreuten Kerne können nur bei oberflächlicher Untersuchung für Körner imponiren. Es lassen sich in der Anordnung der Bindesubstanz die früheren Schichten noch mit Mühe erkennen, denn frei gelassen von dem Zwange ihres Inhaltes streben alle Theile derselben dem Grundtypus, dem Fasernetze, zu. Auch die Bogenreihen gleichen nun den von der Limitans aufsteigenden Fasern, sie verlieren ihre senkrechte, rundliche Anordnung und gehen in ein grobes Fasernetz über.

Mit der *ora serrata* hört die Retina aber nicht auf, sie setzt sich noch eine Strecke weit auf der Hyaloidea fort, die *ora serrata* muss als eine künstliche Trennung angesehen werden. Die Zuspitzung der Retina nimmt noch bedeutend zu. Histologisch findet diese Verdünnung darin ihren Grund, dass eine Bogenreihe nach der anderen verschwindet oder vielmehr mit den anderen zu einer homogenen Masse verschmilzt. Die allmälige Vereinigung der Reihen geschieht in der Weise, dass sich die Faserschicht am längsten von den anderen Theilen erkennbar abhebt und die nächst anliegenden Bogen sich von beiden Seiten an dieselbe, gleichsam als Stamm anschliessen, und zwar die äusseren Lagen zuerst und am raschesten, die inneren langsamer, am spätesten die Limitans. Dann lässt sich eine fernere Gliederung in der Membran nicht mehr vornehmen, sie ist auf den zwölften Theil ihrer centralen Dicke herabgesunken (Fig. 13). Durch Verschmelzung der Zellen fallen die dunklen Contouren mehr und mehr weg, die Membran wird einer Glasmembran immer ähnlicher. Nur wenige runde Kerne und einzelne, in allen Richtungen verlaufende dunkle Linien deuten noch den Ursprung aus einzelnen Fasern an. Die ganze Membran stellt eine verdickte Limitans

dar. Der äussere Rand behält noch am meisten das fasrige Ansehen und ist weit schärfer wie der innere (Fig. 13 u. 14).

Ich habe schon kurz angedeutet, dass ich die *ora serrata* für eine künstliche Trennung halte. Der vordere Rand der Retina ist fest mit *membrana hyaloidea* verknüpft; bei noch so vorsichtiger Lösung bleibt der letzte dünne Rest der Retina an der Hyaloidea hangen; es überwiegt die Cohärenz beider Membranen die Cohärenz der Retina. Ihr zackiger, losgerissener Rand ist die *ora serrata,* die nur dann gewulstet erscheint, wenn das schmalste Ende sich umschlägt. Es lässt sich demnach die Endigung der Retina nur mit der Hyaloidea zusammen studiren.

Der letzte Rest der Retina zeigt keine Veränderung seiner Structur. Die Verschmelzung mit der Hyaloidea giebt sich dadurch zu erkennen, dass die innere Contour der Retina immer schwächer wird und zuletzt nur noch in einer Andeutung besteht, welche die schärfste Beachtung kaum erkennen lässt. Die Retina verdünnt sich unter gleichbleibendem Winkel, alle Schichtunterschiede sind in ihr geschwunden, in der gleichmässigen glasigen Masse finden sich zuletzt auch keine Kerne mehr. Ein dunkleres, starreres, unregelmässig brüchiges Ansehen (Fig. 13) unterscheidet sie von den Glasmembranen, deren parallele Linien in senkrechten Durchschnitten ihr auch fehlen. Am schärfsten tritt der Unterschied an der äusseren Begrenzung hervor. Der Rand, welcher sie bildet, verläuft wellenförmig oder gezackt, er ist ziemlich dunkel und von den kleinen Hervorragungen lassen sich öfters noch eine oder zwei Linien in die Substanz der Retina herein verfolgen; sind es zwei, so laufen sie parallel. Zuweilen hängt auch (Fig. 13) an dem Rande nach aussen ein Stück dunkelrandiger Faser, welche durch die Präparation aus der Retina herausgerissen ist, aber kein zufälliges Product derselben, sondern das Grundelement des Gewebes darstellt. Wenn also deutlich genug zu erkennen ist, dass dieser Retinarest aus einer Zusammenschmelzung der Fasern der Bindesubstanz hervorgegangen ist, so ist es mir doch niemals gelungen, in dem Gewebe auch nur die kleinste Andeutung eines Kernes zu entdecken, auch nicht in solchen isolirten Fasern. Ich kann daher nur annehmen, dass die Kerne und ihre Adnexa ebenfalls mit der Grundsubstanz verschmelzen und so die völlige homogene Festigkeit des Gewebes vermehren. Auf welche Weise dieser Vorgang geschieht, darüber konnte ich keinen Aufschluss erhalten. Die Verschmelzung der Zellen scheint auf dieselbe Weise vor sich zu gehen, wie der Uebergang der

Aeste in einander, bei der immer stärkeren Verkürzung der Aeste lässt sich dies leicht verstehen. In den inneren Fasern ist die Verschmelzung vollständiger, als an dem äusseren Rande.

Bei immer gleich bleibendem Winkel der Verdünnung erreicht die Retina etwa zwei Millimeter von der *ora serrata* ihr Ende, indem zuletzt auch der dunkle äussere Rand sich an die Hyaloidea anlegt und verschwindet. Erst nach dem Aufhören der Retina beginnt das Epithel der *zonula Zinnii*, welches beim Walfisch ein mehrfach geschichtetes Cylinderepithel ist. Nach der Endigung der Retina und dem allmäligen Verschwinden aller einzelnen Schichten ist es gar nicht möglich das Epithel der *zonula* als eine Fortsetzung der Retina oder als Aequivalent einer ihrer Schichten anzusehen, wie dies früher wohl geschehen ist. Die Retina hört einfach durch Zuschärfung auf, hängt auch nicht mit den *processus ciliares* fester zusammen, wie es sich vielfach angegeben findet, sondern sie hängt fest mit der Hyaloidea zusammen und diese ist durch eine sehr feste Verbindung in ihrem weiteren Verlauf als *zonula Zinnii* mit den *processus ciliares* verknüpft. Der Zusammenhang zwischen Retina und *processus ciliares* wird also durch die Hyaloidea in beträchtlichem Abstande von dem Ende der Retina vermittelt. Die einfache Betrachtung der pathologischen Netzhautablösungen hätte für die Netzhaut des Menschen übrigens schon lange zu der Widerlegung dieser irrthümlichen Ansicht führen können. Es sei hier nebenbei noch bemerkt, dass die Verbindung der *processus ciliares* mit der Hyaloidea noch einer sehr sorgsamen Untersuchung bedarf.

Was die Entwicklungsgeschichte des Retinabindegewebes anbetrifft, so ist darüber noch nichts bestimmtes bekannt. Als negatives Resultat kann ich nur angeben, dass ich *) in der Retina eines zehnwöchentlichen Fötus keine Elemente des Bindegewebes gefunden habe; vielleicht hätten sie sich bei grösserem Material auffinden lassen, so verdeckten jedenfalls die schon völlig ausgebildeten Elemente des Nervengewebes dieselben vollständig. Uebrigens beginnt das Bindegewebe erst nach dieser Zeit sich in seine bleibende Form umzusetzen.

Nicht allein die Analogie und die Entwicklungsgeschichte stellen die Bindesubstanz der Retina der Neuroglia, dem Bindegewebe des Hirns

---

*) Archiv für Ophthalmologie. Band X. pag. 60.

gleich; die glasige Veränderung der Faserzellen, welcher wir häufig begegnet, beweist diese Gleichheit ferner; hoffentlich wird daher die Bindesubstanz der Retina auch auf die Neuroglia und die Art ihrer Entstehung neues Licht werfen.

Capitel 3.

Das Nervengewebe der Retina des Walfisches.

Nachdem nun die Bindesubstanz der Retina in ihrem völligen Systeme dargestellt ist, folgt schon ohne weiteres, dass alle übrigen Theile der Retina zum Nervengewebe gehören und die Endigung des Opticus darstellen. Doch es bedarf des positiven Beweises, der Demonstration des Zusammenhanges der zu dem Nervengewebe gehörenden Theile. Wenn bei der Betrachtung des Bindegewebes die Darstellung des einzelnen Elementes hauptsächlich schwierig, der Nachweis des ganzen Zusammenhanges leichter war; so ist in der Betrachtung des Nervengewebes die Darstellung des einzelnen Elementes sehr leicht, der Nachweis des Zusammenhanges aber sehr schwer. Die Bindesubstanz ist cohärent, das Nervengewebe leicht zerreisslich. Natürlich wird für die Beschreibung des Nervengewebes nicht eine Gegend passend sein, welche nur acht Millimeter von der *ora serrata* entfernt ist; wir müssen zu diesem Zwecke nothwendig die centralen Theile der Retina als maassgebend der Untersuchung unterwerfen, weil durch die experimentelle Untersuchung festgestellt ist, dass das Centrum der Retina die Function des Opticus, den Gesichtssinn, in einem höheren Grade ausübt als die peripherischen Partieen. Eine Vergleichung des Nervengewebes im Centrum mit dem in den peripherischen Theilen kann später wohl die physiologische Thätigkeit der einzelnen Bestandtheile erläutern helfen, aber kaum für die anatomische Betrachtung der Opticusendigung nähere Aufklärungen geben. Wir betrachten daher anfangs nur das Nervengewebe im Centrum der Retina.

Das Nervengewebe bildet in den centralen Partieen bei weiten den grössten Theil der Retina, die Zellen des Bindegewebe treten in allen

Schichten mit Ausnahme der Limitans in dem Gewirre der Nerventheile ganz zurück. Da die Schichteintheilung sich hauptsächlich auf die Elemente des Nervengewebes gründet und in jeder Schicht wesentlich verschiedene Elemente derselben sich vorfinden, so werde ich diese Eintheilung in der Betrachtung des Nervengewebes beibehalten. Es kommen hauptsächlich die Stäbchenschicht, Körnerschicht, Ganglienzellenschicht und die Nervenfaserschicht in Betracht, die äussere Faserschicht (granulöse) nur in so weit, als sie die Verbindungsglieder zwischen der Körner- und der Ganglienzellenschicht beherbergt. Ich werde in der Beschreibung von aussen beginnen, da die Stäbchenschicht, so weit die Untersuchungen jetzt gehen, allein aus Nervengewebe zusammengesetzt ist.

Wenn man zum sicheren Beweis des Zusammenhanges der einzelnen Theile eine Darstellung der ganzen Reihe *in continuo*, von der Nervenfaser bis zum Stäbchen, verlangt hat, so ist diese Forderung sehr übertrieben; eine Darstellung des Zusammenhanges jedes einzelnen Bestandtheiles mit dem nächstfolgenden hat völlig dieselbe Beweiskraft. Das Suchen nach solchen, vollständig beweisenden Präparaten verlohnt sich nicht der Mühe, weil das Finden nur durch einen so seltenen Zufall möglich ist, dass es an die Unmöglichkeit streift, und zweitens weil dabei nicht selten durch ermüdetes, oder leichtsinniges Urtheil ein falscher Zusammenhang gefunden wird, wie die früher angenommene Verbindung der Limitansfasern mit den Ganglienzellen beweist. Die starke Resistenz der Bindesubstanz verhindert eine leichte Präparation des Nervengewebes absolut; sie bedingt einmal, dass die Nervenfasern meist von den Ganglienzellen abreissen, zweitens dass der Zusammenhang der Körnerzellen mit den Körnern und den Aesten der Ganglienzellen nur sehr selten gefunden wird, weil diese feinen Fortsätze weit leichter zerreissen, als die gerade an diesem Puncte sehr starke Bindesubstanz. An den Körnerzellen reisst daher fast immer die Kette des Nervengewebes.

Die Stäbchenschicht des Walfisches zeichnet sich nicht durch Deutlichkeit der Structur aus; wenn es mir auch nach langem Bemühen gelungen ist, den Typus der Stäbchenbildung in ihr nachzuweisen, so verhindert sie mich doch, die Walfischretina für diejenige zu erklären, in welcher alle Theile dem Grundtypus am meisten entsprechen. Unter den Elementen, welche die Stäbchenschicht des Walfisches zusammensetzen, habe ich keine weitere Scheidung machen können, sie stimmen nur in Macerationsproducten nicht ganz überein; sie sind daher als Stäbchen

zu bezeichnen. Jedes Stäbchen durchsetzt die ganze Breite der Schicht von dem Epithel der Chorioidea bis zur Körnerschicht. Wenn sie auch im frischen Zustande völlig gleich gebaut sind, so erleiden sie doch durch die Conservationsmittel Veränderungen, welche ihr Aeusseres ziemlich ungleich machen und leicht dazu führen, mehrere Typen zu unterscheiden. Frische Stäbchen stellen langseitige Rechtecke vor, deren lange Seite die schmale um die sechsfache Länge überwiegt. Die vier dem Beobachter zugekehrten Seiten sind von glatten Linien begrenzt, die zwei gegenüberliegenden laufen immer parallel. Die dritte Dimension ist der Breite gleich anzunehmen und danach muss das Stäbchen als ein auf beiden Seiten gerade abgeschnittener Cylinder angesehen werden. Hannover hat sie in seinen Arbeiten über die Retina für sechseckig erklärt und auch Müller giebt dies noch zu; doch findet sich von diesen Ecken bei keinem Thiere nur die geringste Andeutung, es scheint daher diese Annahme Hannovers auf einer theoretischen Deduction zu beruhen, um das völlige Aneinanderliegen der Stäbchen zu erklären. Bei der geringen Breite der Cylinder bedarf es aber einer solchen Annahme gar nicht, um dieses zu verstehen. Die Stäbchen des Walfisches haben eine Breite von 0,002 Mm., eine Höhe von 0,015 Mm.

Wenn ich so die frischen Stäbchen nach der völlig berechtigten Analogie mit anderen Thieren beschrieben habe, so stellen sie sich nach der Maceration etwas anders dar. Die regelmässige Cylinderform findet sich nicht mehr, der Parallelismus der Seitenpaare hat völlig aufgehört und kein Stäbchen gleicht genau dem andern. Länge und Breite bleiben ungefähr dem frischen Zustande gleich. Sonst lassen sich hauptsächlich zwei Hauptformen unterscheiden. Entweder hat sich die innere oder die äussere Hälfte über die normale Breite ausgedehnt, und die entgegengesetzte Hälfte ist entsprechend eingeschrumpft. Wenn auch die Scheidung der beiden Hälften in allmäligem Uebergange ziemlich genau in der Mitte geschieht, so ist doch in keiner Weise etwa eine histologische Differenz zwischen beiden Theilen anzunehmen, weil sich ein weiterer Grund für eine solche quere Theilung nicht erkennen lässt und der Uebergang so allmälig geschieht, dass eine bestimmte Trennungslinie sich nicht ziehen liesse. Die Form des Stäbchens gleicht auf diese Weise einem sehr spitzen Kegel, dessen Spitze bald nach innen, bald nach aussen gerichtet ist (Fig. 15). Obgleich noch andere Formen vorkommen, so lässt ihre Unregelmässigkeit nähere Beschreibung nicht

zu. Das äussere Ende ist immer abgerundet, das innere, auch wenn hier die grössere Breite liegt, zugespitzt. An isolirten Stäbchen ist daher die äussere Seite von der inneren bestimmt zu unterscheiden. Die beiden langen Seiten sind rundlich gebogen in nicht correspondirender Weise. Die Contouren sind scharf, dunkel und dabei glänzend, als wenn das Stäbchen eine prall gefüllte Blase darstellte. Während die Contour überall scharf bestimmt ist, wird sie an dem spitzen inneren Ende unterbrochen. Hier geht von dem Stäbchen ein feiner, kaum sichtbarer Faden in die inneren Schichten der Retina ab und verbindet sich nach verschieden langem Verlauf mit einem Korn der Körnerschicht, bei vielen Stäbchen liegt das zugehörige Korn dicht vor demselben und ist zunächst kein verbindender Faden zu sehen. Obgleich nicht alle Stäbchen mit einem Korn in Zusammenhang gefunden werden, so ist doch ohne Zweifel für alle diese Verbindung anzunehmen, die Feinheit des Fadens erklärt hinreichend das häufige Abreissen desselben. An der Stelle, wo der Faden zu dem Stäbchen tritt, wird die Contour des letzteren bedeutend schwächer, scheint sogar nicht selten ganz unterbrochen; an diesem Merkmal ist das innere Ende des Stäbchens ebenfalls zu erkennen, auch wenn der Faden fehlt.

Bei der geringen Grösse der Walfischstäbchen ist es allein durch genaue Verfolgung dieses Fadens möglich, die Zusammensetzung der Stäbchen zu bestimmen. Schon bei der oberflächlichsten Untersuchung bemerkt man auf der Stelle, dass dieser feine Faden niemals in die dunkle Contour des Stäbchens übergeht. Der weitere Verlauf ist aber nur mit grosser Mühe sicher zu bestimmen. Es gelingt dies nur in solchen Fällen, wo durch die Maceration das Stäbchen an einer Stelle oder durchweg weiter, wie gewöhnlich in die Breite gegangen ist. Dann lässt sich innerhalb der äusseren dunklen Contour noch ein feiner Faden entdecken, welcher dem äusseren Faden an Breite, zarter Begrenzung, überhaupt an Ansehen so vollständig gleich ist, dass er, auch wenn er nicht unmittelbar mit ihm zusammenhängt, sondern durch einen engeren Theil des Stäbchens von ihm getrennt ist, als seine Fortsetzung im Innern des Stäbchens von vornherein erkannt wird (Fig. 15). Der unmittelbare Zusammenhang dieses centralen Fadens mit dem Körnerfaden ist übrigens oft genug zu finden, nur ist es selten, dass man den Faden in der ganzen Länge des Stäbchens darstellen kann, was aus der äusseren Form der Stäbchen leicht erklärlich ist (Fig. 15). Der centrale Faden erfüllt die

dunkle Hülle vollständig, er verläuft von dem inneren Ende bis fast zum äusseren Ende und endigt hier mit einer kleinen Anschwellung. Diese ist beim Walfisch sehr klein, abgerundet und von leicht bläulichem Glanz; dadurch ist sie nicht selten durch die Contour des Stäbchens hindurch zu erkennen auch wenn der sonstige Faden sich nicht sehen lässt. Häufig findet man auch die centralen Faden nackt, nicht mehr von der Hülle umgeben, indem sie sich durch die Präparation ganz oder zum Theil aus der Hülle herausziehen oder die Hülle um sie zerstört wird (Fig. 15 *b*). Die Hülle für sich allein entbehrt der dunklen Contour und des glänzenden Ansehens.

Die Stäbchen des Walfisches bestehen also aus einer scharfen, cylindrischen Hülle und einem blassen centralen Faden, erstere umschliesst letzteren eng ohne Zwischenraum und erhält durch ihn das glänzende Ansehen. Die Hülle nähert sich wahrscheinlich der Bindesubstanz, obgleich bis jetzt kein directer Zusammenhang nachgewiesen ist. Der centrale Faden gehört zum Nervengewebe, sein bläulicher Knopf stellt das letzte Ende der äusseren Ganglienfortsätze dar.

Die Zusammensetzung der Stäbchen ist beim Walfisch nur mit grosser Aufmerksamkeit zu erkennen, bei anderen Thieren beiweitem leichter, weil sich zwischen dem centralen Faden und der Hülle bei vielen noch eine nervenmarkähnliche, krümlichte Zwischensubstanz findet und die Stäbchen des Walfisches sich durch sehr geringe Grösse auszeichnen, von dem Volumen der Froschstäbchen z. B. höchstens den sechsten Theil erreichen. Bei allen von mir untersuchten Thieren habe ich eine Hülle und den centralen Faden nachweisen können, bei manchen allerdings erst nach langer Mühe. Die markähnliche Zwischensubstanz zwischen Hülle und Faden hat sich mir nicht constant erwiesen, sie findet sich bei Amphibien. Schon in meiner ersten Veröffentlichung*) über den centralen Faden habe ich erwähnt, dass in den Zapfen der Vögel sich ebenfalls centrale Faden vorfänden. W. Krause**) hat diese Beobachtung bestätigt, und durch weitere Untersuchungen über andere Thierclassen habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass Stäbchen und Zapfen beide in gleicher Weise den centralen Faden enthalten. Dadurch bin ich allerdings gezwungen, den von H. Müller noch so präcis hervor-

*) Archiv für Ophthalmologie. V. 2.

**) Anatomische Untersuchungen. p. 56.

gehobenen Unterschied zwischen Zapfen und Stäbchen wieder mehr zurücktreten zu lassen. Denn die Function der Stäbchen und der Zapfen muss mit Nothwendigkeit in den centralen Faden verlegt werden; Hülle wie Mark können nur als unterstützende Bedeckungen angesprochen werden. Der centrale Faden ist aber beiden Gebilden in gleicher Weise eigenthümlich, folglich kann ich Stäbchen und Zapfen nur für zwei Modificationen derselben Grundform erklären. Es stimmt diese Annahme auch mit der Entwicklungsgeschichte insofern überein, dass ich in der zehnten Woche bei einem menschlichen Fötus nur ein und dieselbe Form in der Stäbchenschicht habe wahrnehmen können. Einige beschriebene Formen von Zapfen muss ich übrigens auf den centralen Faden der Stäbchen zurückführen, welcher früher noch nicht bekannt war und entweder ganz oder zerrissen den Schein eines neuen Gebildes hervorrief. Es trifft dies besonders die Zapfen des Frosches, welche H. Müller*) abgebildet hat, sie lassen sich kaum anders, als centrale Fäden der Stäbchen deuten.

Dann finde ich weiter in dem farbigen Oeltropfen, welcher die Zapfen der Vögel so wesentlich von den Stäbchen unterscheiden soll, durchaus keinen Beweis, dass zweierlei Gebilde anzunehmen sind. Einmal hat dieser Tropfen bis jetzt noch keine, weder histologische, noch physiologische Deutung gefunden, er scheint daher nicht von wesentlicher Bedeutung zu sein; zweitens aber finden sich in den Stäbchen der Vögel ziemlich regelmässig an derselben Stelle farblose Tropfen von derselben Grösse. Der Unterschied beruht also nur in der Farbe.

Ich sehe also ausgehend von dem centralen Faden, als wesentlichem Functionswerth beider Gebilde, Zapfen und Stäbchen nur für Modificationen desselben Typus an. Bei vielen Thieren z. B. beim Walfisch finden sich nur Stäbchen und wird die Grundform immer Stäbchen zu nennen sein, da sie jedenfalls an Zahl überwiegen und die Schicht Stäbchenschicht benannt ist. Der Modification, welche die Zapfen begreift, muss trotzdem ein gewisser Werth zugesprochen werden und habe ich mich in einer neuerdings erschienenen Arbeit**) dahin ausgesprochen, dass ich die Zapfen als im Dienste des binocularen Sehens stehend betrachte, vielleicht ist hiermit noch die Orientirung über den Raum in der Retina verbunden, so dass sich das Vorhandensein der

---

*) l. c. tab. I. Fig. 4.

**) Zeitschrift für rationelle Medicin. Dritte Reihe Bd. XXI. Heft III

Zapfen auch bei anderen Thieren, als dem Menschen, erklären würde. Inwiefern sie dieser Aufgabe besonders vorstehen können, vermag ich nicht zu bestimmen; eine Betrachtung der Function des gelben Fleckes führt aber ohne Zwang zu dieser Ansicht, welche ich als vorläufige Hypothese hier anführe.

Was die Entwicklungsgeschichte anbetrifft, so ist es mir bei einem menschlichen Fötus aus der zehnten Woche gelungen, die Stäbchen fertig gebildet mit allen Theilen nachzuweisen, den Beginn ihrer Bildung würde ich also noch einige Wochen früher setzen zwischen die fünfte und neunte. Die Angabe von Kölliker*), dass die Stäbchenschicht mitsammt dem Pigmentepithel der Chorioidea aus dem äusseren Blatte der ursprünglichen Sehnervenblase hervorgeht, kann ich, soweit es der mir damals vorliegende Fall vermag, bestätigen. Es findet sich öfters angegeben, dass die Stäbchenschicht aus einer einfachen Zellenlage sich entwickelt. Wenn ich meine Vermuthung aussprechen darf, so glichen die Stäbchen des Menschen in der neunten Woche durchaus cylindrischen Zellen; die Hülle stellte die Membran derselben dar; ein unbedeutender, fein krümlichter Inhalt war dann noch zwischen Hülle und centralem Faden enthalten und schien dem Mark zu entsprechen, welches sich freilich später beim Menschen nicht findet; der Knopf des centralen Fadens glich dem Kern der supponirten Zelle; der centrale Faden wäre dann als Verlängerung des Kerns aufzufassen, welche die Zellmembran durchbrochen hat. Weitere Untersuchungen erst können hierüber Aufklärung und dieser Hypothese mehr Halt geben.

Ich habe die Discussion über die Zapfen und die Notizen über die Entwicklungsgeschichte schon hier in der Beschreibung der Walfischretina erwähnt, um das Ungünstige der Walfischretina zu ergänzen, die so sehr zurücktretende Stäbchenschicht in das verdiente Licht zu setzen und um die spätere allgemeine Uebersicht nicht zu stören. Die Behauptung von Braun**), der centrale Faden der Stäbchen sei ein Kunstproduct, scheint mir durch die Arbeiten von Manz und Schiess***) und schon durch die erste Arbeit von mir hinreichend widerlegt, ich bin daher nicht weiter in eine Discussion über diesen

---

*) Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 28 Vorl.

**) Sitzungsbericht der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Bd. XLII. 15.

***) Zeitschrift für rationelle Medicin. Dritte Reihe. Bd. XVIII.

Punct eingegangen, welche sehr an die vor zehn Jahren über den Axencylinder angestellte erinnern würde. —

Die Körnerschicht ist 0,04 Mm. breit und nimmt über den dritten Theil der Breite der Walfischretina ein, sie wird durch die beschriebenen Bogen der Bindesubstanz in kleinere Segmente zerlegt. Doch tritt dieselbe nicht zur regelmässigen Bildung einer Zwischenkörnerschicht zusammen; wo man eine solche zu finden glaubt, lässt sie sich nur eine kurze Strecke verfolgen. Am constantesten ist noch eine Scheidung der Körnerschicht ziemlich dicht an der Faserschicht und diese hat ihren Grund nicht in Anhäufung der Bindesubstanz. Auch bei anderen Thieren ist die Zwischenkörnerschicht nicht so regelmässig gebildet, wie es nach der Müller'schen Beschreibung und Zeichnung scheinen möchte. Indem also eine Unterabtheilung der Körnerschicht beim Walfisch fehlt, noch mehr aber durch die Natur der nervösen Elemente wird die Schicht zu einem Gewirre schwer zu unterscheidender Theile und es zeigt sich ganz unmöglich, einen Durchschnitt, so fein er auch sei, zu zeichnen oder wenigstens durch die Zeichnung eine Klarheit in den Zusammenhang zu bringen. Desshalb habe ich die Zeichnung eines senkrechten Durchschnittes durch die ganze Retina fehlen lassen.

Das Nervengewebe der Körnerschicht wird aus zwei sehr verschiedenen Theilen zusammengesetzt; den grössten äusseren Theil bilden die sogenannten Körner, welche den äusseren Körnern und einem Theile der inneren bei anderen Thieren gleichwerthig sind; den kleinen inneren Rest der Schicht bildet eine doppelte oder einfache Reihe von feinen Zellen, welche ich Körnerzellen nennen will. Sie sind den inneren Körnern gleichzusetzen bei anderen Thieren, soweit diese aus Zellen bestehen. Wenn auch beide Theile der Körnerschicht nicht durch eine Querschicht der Bindesubstanz getrennt sind; so deutet doch die Form der Bindegewebszellen ihre Scheidung sehr deutlich an durch die Bildung der beschriebenen Cavernen, welche sich dicht nach aussen an der Faserschicht finden. Diese Cavernen sind zur Aufnahme der Körnerzellen bestimmt, jede enthält eine, zwei oder drei solcher Zellen, in den peripherischen Theilen bilden die Cavernen eine einfache Reihe, im Centrum eine doppelte. Von der einfachen zur doppelten Reihe findet ein allmäliger Uebergang statt. Beide Theile der Körnerschicht sind völlig von einander verschieden.

Die eigentlichen Körner (Fig. 16) bilden über drei Viertheil der ganzen Schicht, sie stimmen in Grösse und Ansehen völlig überein. Es sind völlig runde, dunkel begrenzte, mattgelbglänzende Kugeln von 0,0033 Mm. Durchmesser, in ihnen zeigt sich niemals eine Andeutung von einem Kern. Gegen die gewöhnlichen Reagentien sind sie völlig resistent, bei langem Liegen in Wasser wird die Contour heller, das Korn durchsichtiger. Trotz der sonst völligen Uebereinstimmung sind doch einzelne kleine Unterschiede zu machen, welche aber nur auf den weiteren Zusammenhang der Körner Bezug haben. Diejenigen Körner, welche am weitesten nach aussen unmittelbar vor den Stäbchenenden liegen, besitzen eine sehr flache Depression an der äusseren, den Stäbchen zugekehrten Seite. Sie giebt sich dadurch zu erkennen, dass die scharfe Contour des Korns so weit unterbrochen ist, als der Stäbchendurchmesser beträgt, und eine schwache Begrenzung an ihre Stelle tritt (Fig. 16 *b*). Auf der Depression ruht das Stäbchenende, man kann sie für den Abdruck desselben erklären; mitten in ihr senkt sich der centrale Faden des Stäbchens ein. Die Körner sind überhaupt nur zu verstehen in der Verbindung mit den von den Stäbchen kommenden Faden *). Der Stäbchenfaden tritt also entweder in die Depression eines dicht vor dem Stäbchen liegenden Korns ein oder er setzt sich noch etwas in die Körnerschicht fort und verbindet sich erst später mit einem Korn, welches dann aber keine Depression besitzt. In dieses erste Korn des Fadens geht der Faden völlig auf, so dass sich an demselben gar kein Unterschied zwischen Korn und Faden zu erkennen giebt, die weitere Fortsetzung lehrt erst eine Unterscheidung machen. Nach innen von dem ersten Korn geht eine schwach contourirte Faser ab, welche nach allen Seiten kleine Abweichungen zeigt, im Ganzen aber doch stetig radial die Körnerschicht durchsetzt. Die beiden Contouren der Faser sind so schwach, dass die eine an manchen Stellen ganz verschwindet. Parallelismus der beiden Contouren findet niemals statt, bald weicht die eine bedeutend zur Seite, bald die andere, so dass der

---

*) Henle hat in seiner letzten Arbeit diese Faden für Chromsäureproduct erklärt; ich freue mich, darauf entgegnen zu können, dass auch Alkoholpräparate den Faden demonstriren, und hoffe, dass dies der letzte Zweifel an den Faden der Retina sein wird. Die drei stark lichtbrechenden und dunklen Streifen, welche Henle an den äusseren Körnern gefunden, habe ich durch die Güte des Entdeckers zu sehen bekommen.

Faser eine bestimmte Breite nicht zugeschrieben werden kann. Wenn an den Lücken einer Contour die Faser zugleich zur Seite abweicht, so könnte es scheinen, als ob hier ein Ast oder eine zweite Faser sich mit der ersten vereinigte, allein dies ist niemals der Fall (Fig. 17).

In den Ausbuchtungen und Erweiterungen der Fasern liegen die beschriebenen Körner, ohne mit der Faser irgend einen Zusammenhang zu haben. Die Faser ist also bloss als Hülle anzusehen; wird sie zerstört, so schwimmen die Körner in der suspendirenden Flüssigkeit frei umher. Die Fetzen der Fasern sind aber so fein und durchsichtig, dass sie in kleinen Stücken nicht mehr sichtbar sind. Während die Faser die Körnerschicht durchsetzt, liegen in jeder mehrere Körner hintereinander in unregelmässigem Abstande, aber doch so zahlreich, dass auf die doppelte Körnerbreite ein Korn sicher zu rechnen ist. Meist nimmt die Faser von jedem Korn einen etwas anderen Verlauf, daher die vielen Biegungen und Ausbuchtungen an denselben. Auch auf den feinsten Durchschnitten sind die Fasern in ihrem Zusammenhange höchstens am Rande des Schnittes zu erkennen.

Durch die grosse Feinheit der Fasern wird es auch erklärlich, dass sie bei jeder Präparationsmethode entweder vor den Stäbchen oder dicht hinter dem ersten Korn abreissen und nur selten der directe Zusammenhang zwischen Stäbchen und Faser zu finden ist (Fig. 17). Ungefähr lässt sich nach der Länge der Faser die Zahl der Körner berechnen, um mehr als zwei kann man sich nicht irren. Da alle Fasern die Körnerschicht radiär bis zu den Körnerzellen durchsetzen, so kommt auch allen ungefähr dieselbe Zahl Körner zu, wenigstens so weit die Breite der Körnerschicht sich nicht vermindert. In den meisten wohlerhaltenen vollständigen Fasern habe ich sieben Körner gefunden und glaube auch dass dies die Durchschnittszahl in den centralen Partieen ist, in den peripherischen sinkt sie sicher auf fünf und vier. Beim Walfisch gelingt es übrigens sehr selten, die Faser unbeschädigt zu erhalten wegen der ausserordentlichen Feinheit der Hülle, welche sich bei keinem anderen Thiere in ähnlicher Weise findet. Ausser den Körnern ist in der blassen Faser kein weiterer Inhalt zu sehen, wenn auch die Contouren oft ziemlich weit von einander entfernt sind. Man muss sich übrigens denken, dass die Hülle durch die Präparation etwas auseinander gerissen wird, und in der ursprünglichen Lage schon die Körner der nebenan liegenden Fasern die Hülle zu einem eben contourirten

feinen Faden zusammendrücken. So kann man auch in feinen Durchschnitten die Faden als feine Linien verfolgen. Nur um das letzte Korn nach innen (Fig. 16 *c*) schliesst sich die Faser wieder fester, sie verbindet sich mit ihm, indem sie in seine Begrenzung aufgeht, und nach innen von ihm setzt sie sich als festerer doppeltcontourirter Faden fort, dessen Contouren parallel laufen und gegenüber der übrigen Faser viel dunkler sind. Je nachdem das letzte Korn ferner oder näher von den Körnerzellen sich befindet, ist dieser festere Theil der Faser länger oder kürzer.

Der Spiritusmaceration schreibe ich in Betreff der Körner und ihrer Fasern höchstens eine geringfügige Verkleinerung der Körner und schärferes Hervortreten ihrer Contour zu. Henle's Behauptung, dass in Alkohol die Fasern nicht zu sehen wären, kann ich so entschieden widerlegen. Die äusseren Körner sind weder beim Walfisch, noch bei irgend einem anderen höheren Thiere Zellen, sondern nur bestimmt begrenzte Anhäufungen eines Inhaltes innerhalb der von den Stäbchen abgehenden Fasern. Für den Erdsalamander habe ich dies schon früher nachgewiesen*).

Wenden wir uns nun zu dem zweiten Bestandtheil des Nervengewebes innerhalb der Körnerschicht. Er nimmt den kleineren inneren Theil derselben ein und wird von jenen Cavernen eingeschlossen, welche die Bindesubstanz hier bildet. Es ist in den centralen Partieen eine doppelte, in den peripherischen eine einfache Lage von Zellen, von denen eine oder zwei oder drei die verschieden grossen Cavernen erfüllen. Die Form der Zellen ist sehr charakteristisch, meist rund oder leicht oval oder dreieckig mit abgerundeten Seiten (Fig. 18). Sie haben ziemlich übereinstimmend einen Durchmesser von 0,008 Mm.; die Schwankungen in der Grösse sind kaum bemerkbar; auch die verschiedenen Formen nähern sich der runden beinahe völlig. Die Contour der Zelle ist immer sehr deutlich, aber nicht dunkel; so dass für die Membran nur eine geringe Dicke anzunehmen ist. Sie umschliesst einen leicht granulirten Inhalt und einen sehr grossen, runden Kern. Die Hälfte der Zelle wird von dem Kern erfüllt, dessen Durchmesser 0,006 Mm. beträgt. Er hat eine scharfe dunkle Contour, erscheint ziemlich glänzend ohne weitere Punctirung; oft sieht man in ihm ein kleines Kernkörperchen. Wenn die Zellen aus den Cavernen befreit

*) Archiv für Ophthalmologie. Band VIII. 2. pag. 115.

sind und in dem suspendirenden Wasser schwimmen, ändern sie die durch den gegenseitigen Druck etwas eckige Form durch Wasseraufnahme und werden kreisrund; die von allen Verbindungen gelösten Zellen trifft dies am meisten.

Sehr schwierig ist der Nachweis der Verbindung dieser Zellen mit dem übrigen Nervengewebe, da ihre Fortsätze sehr dünn sind und die Isolirung der Zellen aus den Räumen der Bindesubstanz eine beträchtliche Gewalt erfordert. Senkrechte Durchschnitte können nur so weit fördern, als sie bestimmt nachweisen, dass ausser diesen Zellen nichts in jenen Cavernen enthalten ist und jede Verbindung der nach aussen, und der nach innen gelegenen Theile der Retina vermittelst dieser Zellen geschehen muss. Für mich ist dieser Punct der schwierigste in der Untersuchung gewesen, nach seiner Lösung blieb aber nichts mehr zweifelhaft.

Jede dieser Körnerzellen (diesen Namen halte ich für den passendsten) hat wenigstens zwei Fortsätze, von denen der eine immer genau am inneren Ende entspringt. Viele Zellen haben drei Fortsätze, mehr habe ich aber niemals bemerkt, nach innen geht dann immer nur einer, alle übrigen nach aussen. Entspringt nur ein Fortsatz an der äusseren Seite, so liegt er genau dem inneren Faden gegenüber; entspringen zwei an der äusseren Seite, so stehen sie nur wenig von einander getrennt. Die Unterscheidung zwischen äusserem und innerem Fortsatz ist meistens ziemlich leicht, weil der innere eine grössere Breite und schärfere Umrisse besitzt und auch bei stärkerer Gewalt ein etwas längeres Stück an der Zelle haftet (Fig. 18). Der innere Fortsatz geht in die Faserschicht über, der oder die äusseren treten in die Körnerschicht nach aussen, zwischen den einzelnen Zellen existirt keine Verbindung.

Die äusseren Fortsätze sind glatte, feine Fasern, sie laufen gestreckt nach aussen mit paralleler Begrenzung. Ihr vollständiger Verlauf ist kaum zu verfolgen, einmal habe ich einen äusseren Fortsatz, welcher allein an der Aussenseite seiner Körnerzelle entsprang, sich in drei feine Fasern spalten sehen (Fig. 18 *a*). Bei Berücksichtigung aller Verhältnisse bin ich daher geneigt für alle äusseren Fortsätze anzunehmen, dass sie sich in mehrere Aeste theilen oder schon getheilt von der Zelle entspringen. Zu jeder Körnerzelle würden dann von aussen mehrere Aeste gehören und möchte ich gern die höchste von mir

gesehene Zahl, also drei für die constante ansehen. Die Feinheit des Objectes wird schwerlich eine grössere Gewissheit erlangen lassen; die Sicherheit, dass eine Zelle mit drei Fasern in Verbindung gesehen ist, rechtfertigte jene Annahme daher, umsomehr als bei weiterer Verfolgung des Zusammenhanges dieselbe zu einer Nothwendigkeit wird.

In günstigen Präparaten lässt sich dann weiter nach aussen verfolgen, dass der äussere Faden an einem runden Korn endigt und sich an dieses die beschriebene Faser, welche die Körner enthält, anschliesst. So ist also der Zusammenhang des Nervengewebes von dem centralen Faden des Stäbchens bis zur Körnerzelle und zu deren inneren Fortsatz bewiesen (Fig. 19). Obgleich ich immer nur einen der äusseren Fortsätze habe verfolgen können, bis er in ein Korn und die dazu gehörige Faser überging, so wird sich kaum ein Widerspruch dagegen erheben können, wenn man behauptet, dass alle äusseren Fortsätze in diese Fasern übergehen. Die völlige Uebereinstimmung der Fortsätze unter sich und mit dem beschriebenen Faden, welcher von den innersten Körnern ausgeht, zwingt mit Nothwendigkeit zu dieser Annahme. Ein anderer Zusammenhang hat sich niemals nachweisen lassen.

Während die äusseren Fortsätze im weiteren Verlauf feiner werden, endigt der breite innere Fortsatz ganz anders. Er wird eher etwas breiter und es zeigt sich eine leichte Punctirung innerhalb desselben, zuletzt vereinigt er sich mit einem gleichen Fortsatz zu einem Stamme von doppelter Grösse. Er vereinigt sich also mit gleichen Theilen zu einer grösseren Einheit. Der weitere Verlauf lässt sich erst nach Besprechung der Ganglienzellen verfolgen. Zuweilen lassen sich an dem inneren Fortsatze der Körnerzellen leichte varicöse Anschwellungen bemerken (Fig. 18). Die Richtung, welche dieser Fortsatz in der Faserschicht verfolgt, ist anfangs radiär auf die Dicke der Retina; bald aber nach seinem Ursprunge ändert er dieselbe und kann unter allen möglichen, nur keinem spitzen Winkel zu der anfänglichen Richtung verlaufen.

Die Körnerzellen sind ohne Zweifel den inneren Körnern anderer Thiere gleichzusetzen; doch ist die sogenannte innere Körnerschicht nicht aus gleichwerthigen Elementen zusammengesetzt, sondern zum Theil aus den äusseren Körnern gleichen, zum Theil aus kleinen Zellen. Natürlich stimmen nur die letzteren mit den von mir beschriebenen Körnerzellen des Walfisches überein. Wenn man also die Zwischenkörnerschicht, welche nicht in allen Regionen der Retina sich gleich

bleibt, nicht in Rechnung bringt, so ist der Typus der Körnerschicht bei allen Wirbelthieren gleichartig; das sie zusammensetzende Nervengewebe besteht aus Körnern und Körnerzellen.

Die Bedeutung der Körnerzellen ist gewiss nicht gering anzuschlagen; sie haben jedenfalls den Zweck, eine geringe Zahl von Stäbchenfasern zur ersten Einheit zu vereinigen und dadurch zu einem bestimmten physiologischen Werth zu erheben. Schwer wird es sein zu entscheiden, ob die so vereinigten Stäbchen nebeneinander liegen oder nicht. Meine Bemühungen, diese Frage zu lösen, sind vergeblich gewesen. Da übrigens diese Zellen bei allen Wirbelthierclassen genau in ihren Verhältnissen übereinstimmen, so muss ich ihren Werth bei allen auch für denselben erklären.

Die Körnerschicht geht nach allen Untersuchern übereinstimmend aus dem inneren Blatt der Augenblase hervor. Bei dem zehnwöchentlichen menschlichen Fötus fand ich die Körner deutlich ausgebildet, konnte aber die Körnerzellen nicht von ihnen unterscheiden, da mir der Unterschied beider während jener Arbeit noch nicht klar war und ich also auch nicht nach ihnen suchte. Zu dieser Zeit existirten auch schon die Stäbchen und Körner verbindenden Fasern. Da das Bindegewebe jedenfalls nicht angelegt war, so entschied dieser Befund schon allein über die nervöse Natur der Körner.

Die Faserschicht (granulöse) wurde früher zum Nervengewebe gerechnet und ohne genaue histologische Kenntniss die vagsten Vermuthungen über ihre Zusammensetzung und Zweck aufgestellt; M. Schultze hat zuerst klare Begriffe wenigstens über die Bindesubstanz in ihr verbreitet. Sie besteht ganz aus Fasern, und zwar durchschnittlich fast zu gleichen Theilen aus solchen, welche zur Bindesubstanz, und solchen, welche zur Nervensubstanz gehören. In den centralen Regionen überwiegen die nervösen, in den peripherischen die Bindegewebsfasern; letztere sind schon früher beschrieben, erstere gehören so eng zu den Ganglienzellen, dass sie erst bei diesen erklärt werden können. Die Breite der Schicht beträgt 0,02 Mm. Das Charakteristische, welches diese Schicht früher in ein mystisches Dunkel hüllte, hat sie bei näherer Beleuchtung allerdings verloren. Sie dient für das Nervengewebe nur als Verbindungsglied zwischen den nach aussen und den nach innen gelegenen Theilen, enthält keine wesentlichen Bestandtheile desselben; dagegen enthält sie den Hauptstock des Bindegewebes.

Die Ganglienzellenschicht ist 0,025 Mm., etwa halb so breit, als die Körnerschicht. Sie bewahrt ihre Breite völlig sowohl in den centralen, als auch in den peripherischen Theilen, da sie von einer einfachen Lage Zellen gebildet wird, deren Höhe nur um ein sehr geringes differirt. Dagegen wird die Continuität der Schicht in den peripherischen Theilen bedeutend unterbrochen. Nach aussen wird die Schicht überall von der Faserschicht begrenzt, nach innen in den centralen Partieen von der Nervenfaserschicht, da diese sich aber rasch zuschärft und anfangs ein feines, weiter nach aussen ein sehr grobmaschiges Gitterwerk bildet, so liegt das Fasernetz, welches von der *membrana limitans* aufsteigt, den Ganglienzellen unmittelbar an. Die Schicht besteht aus zwei Theilen, aus den Ganglienzellen und aus den sie radiär durchsetzenden Fasern der Bindesubstanz, welche in den Zwischenräumen der Ganglienzellen liegen. Im Centrum der Retina treten die Bindegewebsfasern so zurück, dass sie nur als kleine schmale Bündel eng aneinander gedrängter Fasern oder selbst ganz vereinzelt zwischen den Zellen erscheinen.

Die Ganglienzellen sind ausserordentlich gross und undurchsichtig. Ihre verticale Höhe beträgt 0,02—0,04 Mm., ihre Breite 0,025—0,05 Mm., ihre Tiefe ist ungefähr der Höhe gleich zu schätzen. Es können bei so colossaler Grösse natürlich immer nur einzelne Flächen der Zellen gesehen werden und mancher senkrechte Durchschnitt an derselben Stelle gemacht bringt dieselbe Zelle zur Ansicht, ehe sie ganz herauspräparirt ist. Wenn man ein Gesichtsfeld durchmustert, finden sich in der Grösse der Zellen keine grossen Differenzen, wohl aber in der Vergleichung verschiedener Gegenden; dabei giebt sich als Gesetz zu erkennen, dass die Zellen in den centralen Regionen die kleinsten sind und von hier nach der *ora serrata* eine stetige Progression der Grösse stattfindet und zwar so beträchtlich, dass der Durchschnitt der centralen Zellen nicht die Hälfte Flächeninhalt eines Durchschnittes der peripherischen Zellen einnimmt. Dies Verhältniss entspricht einem cubischen Inhalt, der sich wie 1 zu 4—6 verhält. Die Form der Zellen (Fig. 21) ist ein Viereck mit abgerundeten Ecken, doch bietet dieselbe zahlreiche Varianten, welche zum Theil vielleicht durch die Präparation hervorgerufen werden, dar. Die Seiten sind meist rundlich gebogen, so kommt zuweilen ein längliches Oval, zuweilen ein Kreis, dann wieder ein Dreieck, dann ein Rhombus oder ein Fünfeck zu Stande, ohne dass diese Formen nicht alle mit leichter Mühe auf ein Viereck zurückgeführt werden

könnten. Das dichte Aneinanderliegen der Zellen bedingt jedenfalls eine eckige Form. Sehr schön drückt sich die äussere Form der Zellen ab, wenn aus einem senkrechten Durchschnitt eine Zelle herausgefallen ist; die Starrheit der umgebenden Gewebe prägt durch völlige Erhaltung der Lücke jede Ausdehnung der Zelle aus, als wenn sie eine Membran um dieselbe bildeten (Fig. 11). Da auch die Grösse zuweilen mit der der Gefässe übereinstimmt, so könnte leicht eine Verwechslung geschehen, wenn nicht die Gefässwandung eine solche unmöglich machte.

Die Ganglienzellen bestehen aus einer feinen Membran, einem granulirten Inhalt, einem Kern und Kernkörperchen. Die äussere Membran lässt sich fast an jeder Zelle sehr schön bestimmen, da der dunklere Inhalt meist etwas von ihr zurückgewichen ist, und auf diese Weise die Falten der Membran leicht erkennbar werden. Sie ist sehr, unmessbar fein und gleicht völlig den feinsten Glasmembranen, sie ist völlig durchsichtig, ohne jedes Gefüge. In die Aeste der Zelle geht sie unmittelbar über und diese haften immer an ihr, wenn durch gewaltsame Zerstörung der Zelle die Membran frei geworden ist. Der Inhalt der Zelle giebt ihr durch die Ausdehnung der Membran die Form, er erfüllt daher die Membran so weit vollständig, dass sie mässig gespannt ist und keine Falten bilden kann. Die Masse des Inhaltes sieht leicht gelblich aus, an den einzelnen Partikelchen bemerkt man keine Farbe. Der Inhalt ist granulirt und zwar ziemlich grobkörnig, doch sind die kleinsten Theilchen sehr ungleich gross. Unmittelbar nach dem Tode erscheint der Zelleninhalt leicht granulirt, wie eine fein zertheilte Emulsion, und ein diesem ähnlicher Zustand ist auch für das Leben anzunehmen. Die Art des Zelleninhaltes ist für die Ganglienzelle völlig charakteristisch. — An irgend einer Stelle der Zelle, oft durch den Inhalt sehr verdeckt, findet sich dann der kreisrunde Kern; falls er nicht zu bemerken sein sollte, ist er in dem abgetrennten Stücke der Zelle geblieben. Niemals habe ich in den Ganglienzellen zwei Kerne bemerkt, wie es sich gerade aus der Retina nicht selten abgebildet findet. Die Contour des Kerns ist scharf; sein Durchmesser sehr constant, ohne Rücksicht auf die Grösse der Zelle und in allen Durchmessern, 0,012 Mm. Eine zarte durchsichtige Membran scheint auch den Kern zu umgeben, sein Inhalt bleibt auch bei Spiritusmaceration leicht granulirt und umschliesst regelmässig ein dunkles, etwas glänzendes Kernkörperchen. Letzteres habe ich ebenfalls niemals doppelt gefunden, sein Durchmesser beträgt ungefähr 0,001 Mm.

Die grosse Bedeutung der Zellen beruht zum grössten Theil in ihren Fortsätzen, durch welche die Verbindung mit den anderen nervösen Elementen hergestellt wird. Merkwürdigerweise herrschen gerade über sie unter den Forschern so seltsame Meinungsverschiedenheiten. Der eine widerlegt mit spielender Leichtigkeit, was ein anderer mit schwerer Mühe zu beweisen suchte, und nimmt sicher an, was jener eben widerlegt hat. Nur durch sehr grobe Verstösse gegen das „*nonum prematur in annum*“ des Horaz kann ich mir die sonst unerklärlichen Widersprüche deutlich machen. Die Arbeit von Manz*) enthält gerade über die Ganglienzellen und ihre Fortsätze sehr verhängnissvolle Irrthümer.

Von den Seiten der freien Zellen gehen überall Fortsätze ab; eine nähere Betrachtung und genaue Verfolgung lehrt erst, dass sie zum beiweiten grössten Theile von einer Seite entspringen und dadurch giebt sich diese als die äussere Seite zu erkennen. An der entgegengesetzten Seite, der inneren, entspringen ebenso regelmässig Fortsätze, aber nicht so zahlreich, meist sogar nur einer (Fig. 21). Die beiden anderen der dem Beobachter zugekehrten vier Seiten besitzen höchstens an den der äusseren oder inneren Seite dicht angrenzenden Partieen einzelne Fortsätze, welche durch leichte Manipulationen des Präparates meistens noch an die äussere oder innere Seite verlegt werden können. Alle Fortsätze reissen durch die Präparation sehr leicht unmittelbar an der Zelle ab, so dass man nur den Ort erkennen kann, wo eine Lücke in der Membran oder auch ein kurzer Stummel den Ursprung des Fortsatzes andeutet. Bei dem bedeutenden cubischen Raum der Zelle ist es natürlich, dass man fast niemals alle Fortsätze derselben in das Gesichtsfeld bekommt; desshalb wird es sehr schwierig, die Zahl der Aeste zu bestimmen, durch die verschiedene Dicke derselben wird eine ungefähre Schätzung wieder sehr erleichtert. Die Dicke der Aeste variirt nämlich in sehr verschiedenen Dimensionen, die bedeutendsten entspringen sehr häufig mit mehr als halber Breite und Dicke der Zelle. Die Breite schwankt zwischen 0,02 Mm. und 0,002 Mm. und alle zwischen diesen beiden Maassen zu findenden Grössen lassen sich nachweisen. Breite und Dicke sind gleich anzunehmen, die Breite bildet den Durchmesser des Kreises. Durch lange Uebung glaube ich den Satz aufstellen zu können, dass alle Durchschnitte der äusseren Aeste Multiplicationen

*) Zeitschrift für rationelle Medicin. Dritte Reihe. Band X. p. 301.

des kleinsten Durchschnittes sind; doch gilt er nur für die äusseren Aeste.

Alle Fortsätze nach innen haben schon beim Ursprunge die gleiche Breite, nämlich die schmalste 0,002 Mm., dagegen sind alle sehr breiten Aeste ohne weiteres an die äussere Seite zu versetzen. Weiter gilt die Regel, je grösser der dickste Fortsatz, destomehr liegt die Zelle nach der *ora serrata* hin. Die Zellen des Centrums haben nur feine Fortsätze, doch ist die geringste Breite der äusseren Fortsätze 0,0025 Mm. und von dieser Breite sind die Durchschnitte aller äusseren Aeste Multiplicationen. Eine Breite von 0,0025 Mm. und darüber spricht immer dafür, dass der betreffende Fortsatz von der äusseren Seite und den Spitzen der beiden anliegenden Seiten abgeht. — Die dünnsten Fortsätze scheinen nur mit der Zellmembran in Verbindung zu stehen; die breiteren sind aber von einem granulirten Inhalt erfüllt, welcher in den breitesten genau so grob granulirt ist, wie in den Zellen selbst; mit dem Durchmesser aber entsprechend an Durchsichtigkeit zunimmt. Je feiner der Fortsatz wird, umsomehr lässt sich eine regelmässige Anordnung des Inhaltes nachweisen (Fig. 21), sie giebt sich durch eine regelmässige Querstrichelung zu erkennen.

Die Fortsätze der inneren Seite verästeln sich niemals. Dagegen theilen sich die Aeste der äusseren Seite so lange bis die Endäste die Breite der feinsten äusseren Aeste, 0,0025 Mm. erreicht haben, meist geschieht dies durch Bifurcation, zuweilen auch durch gleichzeitige Theilung in drei Aeste. Doch sind die neuen Aeste nicht etwa gleich gross, sondern von dem breiten Fortsatz gehen ebenso so oft die feinsten Aeste unmittelbar ab, während der Hauptstamm seine Richtung beibehält und neuen Theilungen entgegengeht (Fig. 20 u. 21). Darin stimmen alle Aeste überein, dass ihr Durchschnitt eine Multiplication des feinsten Durchschnittes ist, also eines Astes von 0,0025 Mm. Durchmesser. Die Theilung der groben Aeste wiederholt sich rasch, bis der Erfolg erreicht ist, dass von der Aussenseite der Zelle eine gewisse Anzahl 0,0025 Mm. breiter Aeste abgegangen ist. Diese Endäste entspringen im Centrum unmittelbar aus der Zelle, in der Peripherie der Retina aus grösseren Fortsätzen.

Die Fortsätze der inneren Seite gehen alle in die Nervenfaserschicht über, sie verlassen die Zellenwand unter einem spitzen gegen den Opticuseintritt gerichteten Winkel. Sie sind blasse Fasern, die Varicositäten,

welche bald nach ihrem Abgange an ihnen zu sehen sind, kennzeichnen sie ohne weiteres als Opticusfasern, sie stimmen mit den blassen Hirnfasern an Breite, Glanz, Ansehen vollständig überein. Dass die Nervenfasern meist dicht an der Zelle abreissen und nur selten in grösserer Länge zu sehen sind, ist ihrer Erkenntniss hinderlich, doch kann die Schwierigkeit der Untersuchung nicht als Gegenbeweis erkannt werden (Fig. 23 *a*). Der Exclusionsbeweis, dass die Fortsätze der inneren Seite nicht in die Limitansfasern übergehen, ist leicht zu führen, da in den meisten Theilen der Retina die Limitansfasern und die Fasern des Bindegewebes überhaupt viel breiter und von ganz anderem Aussehen sind. Ich habe immer nur einen Fortsatz von der inneren Seite der Zellen abgehen sehen, doch kann ich natürlich nicht behaupten, dass nicht auch mehrere Aeste von dieser abgehen könnten; allein jedenfalls ist ihre Zahl nur sehr klein.

Die Fortsätze der beiden Querseiten sind nur selten und sind entweder zu den äusseren oder den inneren zu rechnen; ob sie zuweilen Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen herstellen, ist beim Walfisch nicht nachzuweisen, bei anderen Thieren ist eine solche Verbindung häufiger gesehen. Vielleicht macht die enorme Grösse der Zellen beim Walfisch diese unnöthig.

Für die Demonstration der Retina sind die äusseren Fortsätze der Ganglienzellen die wichtigsten. Sie treten alle in die äussere Faserschicht ein und zwar unter sehr verschiedenen Winkeln. Man kann im allgemeinen die Regel aufstellen, dass die feinen Fortsätze der radiären Richtung nahe stehen, die breiteren Aeste einen schrägeren Verlauf haben; letztere sind daher in ihrem ganzen Verlauf länger, erstere kürzer. Auf feinen Durchschnitten nehmen die breiten Aeste der Ganglienzellen, zumal in den peripherischen Gegenden, einen grossen Theil der Faserschicht ein. Bis zur letzten Theilung behält der Fortsatz die Granulirung, sie ist häufig durch die parallelen Striche so angeordnet, dass man die Zahl der späteren Aeste im Voraus bestimmen kann (Fig. 21). Der Winkel unter welchem die Richtung der letzten Aeste und die Richtung des Hauptstammes sich kreuzen, kann nahezu ein rechter werden, überschreitet diese Grösse aber nie. Sobald die letzte Theilung eingetreten ist, verschwinden die gleich breiten Aeste ununterscheidbar in der Masse der Faserschicht, deren letzte Elemente, feinste Bindegewebsfasern und feinste Aeste der Ganglienzellen, sich

in der Art untereinander kreuzen, dass die schönsten Durchschnitte den Verlauf jeder Faser und jedes Astes nur in kleinster Ausdehnung demonstriren können und eigentlich ein Gewirr von durchschnittenen Fasern in verschiedenster Richtung zeigen. Hieraus folgen für die Untersuchung sehr lästige Nachtheile, einmal ist die Endigung der Ganglienzellenäste nur sehr selten zu finden und zweitens ist die wahre Richtung dieser Aeste an isolirten Präparaten gar nicht mehr zu erkennen.

Dass die Fortsätze der Ganglienzellen die Faserschicht von innen nach aussen unter sehr verschiedenen Winkeln durchsetzen, lässt sich allerdings leicht bestimmen, unmöglich wird es aber die Zerstreuung der Aeste einer einzigen Zelle anzugeben, wenn sie die äussere Seite der Faserschicht erreicht haben. Obgleich ich keinen Grund dazu habe anzunehmen, dass diese Zerstreuung die Zellendimension sehr bedeutend überschreitet, so muss ich doch durch den Augenschein überzeugt behaupten, dass sich die Fortsätze der angrenzenden Zellen durchkreuzen und auch am äusseren Theile der Faserschicht nicht in Zellenordnung stehen, d. h. die Aeste jeder Schicht dicht in einen Haufen zusammengedrängt. Zuletzt wenden sich alle Aeste in die radiäre Richtung um und laufen gestreckt nach aussen. Sie endigen indem sie in den inneren Fortsatz der Körnerzellen übergehen. Wenn es auch selten gelingt die Körnerzelle an den feinsten äusseren Fortsätzen der Ganglienzellen in Zusammenhang zu finden, so kann doch kein Zweifel sein, dass alle äusseren Fortsätze in der nämlichen Weise endigen. In einem günstigen Präparate habe ich die Körnerzelle in Zusammenhang mit einer Ganglienzelle und mit dem von der Körnerzelle nach aussen abgehenden, Körner enthaltenden Faden gesehen (Fig. 22).

Die Zahl der äusseren Aeste ist an jeder Zelle verschieden, im Allgemeinen entspricht ihre Zahl der Grösse jeder Zelle. Desshalb schon haben die centralen Zellen weit weniger Aeste, als die peripherischen. Aus dem Durchmesser breiter Fortsätze kann man bei grosser Uebung ungefähr die Zahl der von ihnen entspringenden feinsten Aeste bestimmen. Die grösste Zahl, welche ich habe zeichnen können, betrug eilf (Fig. 21), doch lehrt die Breite mancher Fortsätze, dass diese Zahl nicht die höchste ist, ich glaube sogar annehmen zu können, dass grosse Zellen bis zu zwanzig solcher Aeste haben. Als geringste Zahl nehme ich nach gewissenhafter Prüfung vier an, die Durchschnittszahl würde ungefähr zehn betragen.

Hier möchte es am passendsten sein die numerischen Verhältnisse der Nervenelemente zu besprechen. H. Müller hat auf den Werth derselben schon lange hingewiesen, doch ist die Untersuchung sehr schwierig und führt nicht zu sehr bestimmten Resultaten. Nehmen wir an, dass die Netzhaut des Walfisches einer Quadratfläche von sechs Centimeter entspricht, so würde sie bei einer einfachen Reihe Ganglienzellen von durchschnittlichem Durchmesser von 0,03 Mm., bei einer anderthalbfachen Reihe Körnerzellen von 0,01 Mm. Durchmesser und einer einfachen Reihe Stäbchen von 0,003 Mm. Durchmesser 4,000,000 Ganglienzellen, 54,000,000 Körnerzellen und 400,000,000 Stäbchen enthalten. Dreizehn Körnerzellen würden einer Ganglienzelle, sieben Stäbchen einer Körnerzelle entsprechen, also hundert Stäbchen einer Ganglienzelle. Das Verhältniss zwischen Ganglien- und Körnerzelle ist so genau, wie die Untersuchung es schon gelehrt hatte, dagegen stehen Stäbchen und Körnerzellen in einem Missverhältniss, welches ich nicht zu lösen vermag. Solche Rechnungen verdienen übrigens keine sehr grosse Berücksichtigung, da die grossen Fehlerquellen, welche sie unberücksichtigt lassen, schon bei oberflächlicher Beleuchtung in die Augen fallen. Für die Verbindung zwischen den Körner- und Ganglienzellen geben sie allerdings ein sehr bestätigendes Resultat, da der Summe der Aeste die Zahl der Körnerzellen so genau wie möglich entspricht. Weitere Schlüsse darf ich mir aber nicht erlauben.

H. Müller hat den Zusammenhang seiner Radialfasern (welche neben den Fasern des Nervengewebes auch die durchsetzenden Fasern der Bindesubstanz umfassen) mit den Nervenzellen schon sicher angenommen und nach ihm geschah dies von allen Autoren, bis eine allerdings bedeutende Lücke seiner Darstellung nicht allein zum Zweifel, sondern zur directen Negation führte. Diese Lücke hoffe ich nun ausgefüllt zu haben. Es stellen also die krausen Fasern, welche die Körner einschliessen und zu den Körnerzellen treten, eine ununterbrochene Verbindung zwischen den Stäbchen und Ganglienzellen dar. Dieses Resultat gilt ebenso wie für den Walfisch, auch für alle Wirbelthiere, da die Grundzüge des Retinabaues bei allen Wirbelthieren genau dieselben sind. Allerdings werden noch für jedes einzelne Thier die besonderen Einzelnheiten, die geringen Abweichungen von dem Typus nachzuweisen sein, welche nicht für den Zusammenhang, wohl aber für die Deutung der Elemente von der grössten Bedeutung sind.

Jede Zelle verbindet sich mit einer grossen Anzahl von Stäbchen, nachdem wahrscheinlich schon eine geringere Zahl sich in den Körnerzellen verbunden hat. Die Körnerzelle repräsentirt eine gewisse Zahl von Stäbchen, die Ganglienzelle eine gewisse Zahl von Körnerzellen und durch diese eine gewisse Zahl von Stäbchen. Wir sehen also die Stäbchenfaden zu einer kleinen und einer grösseren Einheit verbunden. Von den Faden, welche durch eine Körnerzelle vereinigt werden, lässt sich mit Sicherheit behaupten, dass sie und die zu ihnen gehörenden Stäbchen nebeneinander liegen; dagegen muss von den Stäbchen, welche durch eine Ganglienzelle vereinigt werden, bestimmt angenommen werden, dass, wenn auch die grössere Menge von ihnen dicht bei einander liegt, doch jedenfalls einzelne von dieser durch Stäbchen getrennt sind, welche zu anderen Zellen gehören. Auch dieser Punct gilt für die Retina aller Wirbelthiere: die Stäbchen, welche durch eine Ganglienzelle zu einer höheren Einheit vereinigt werden, liegen bei allen Wirbelthieren nicht in einen Haufen zusammengedrängt, sondern sind mit anderen gemischt, welche zu anderen Ganglienzellen gehören. Vielleicht kommen im Retinacentrum scharfsichtiger Thiere hiervon Ausnahmen vor, es findet sich vielleicht eine Stelle, an welcher je ein Stäbchen einer Zelle entspricht; aber dieser Ort kann in der Retina höchstens punctförmig sein und dann scheint es mir unmöglich zu beweisen, dass der Mosaik der Stäbchen eine gleich angeordnete Mosaik der Ganglienzellen entspricht. So lange aber dieses nicht erwiesen ist, muss die Zusammensetzung des Bildes aus einer Mosaik empfindender Theile für anatomisch unerwiesen und unhaltbar angesehen werden. Jedenfalls führt dieser Punct zu einer richtigeren Würdigung der Functionen beider Theile, sowohl der Stäbchen, als auch der Ganglienzellen.

Gegen die *ora serrata* hin werden die Ganglienzellen in allen Dimensionen grösser, sie nehmen nicht allein den Raum der Nervenfaserschicht zum Theil ein, sondern reichen auch noch in die Faserschicht hinein. Dabei bilden sie aber keine zusammenhängende Schicht mehr, sondern werden durch breite Massen von Bindegewebsfasern getrennt. Diese Lücken in der Schicht sind oft in allen Dimensionen ausgedehnter, als die Zellen selbst. Die Veränderungen der Zellenfortsätze in der Nähe der *ora serrata* sind schon erwähnt. —

Die Fasern des Bindegewebes, welche in die Bildung der Ganglienzellenschicht eingehen, haben schon früher ihre Beschreibung gefunden.

Die Entwicklungsgeschichte der Ganglienzellen ist bis jetzt nur sehr bruchstückweise bekannt, bei einem menschlichen Fötus aus der zehnten Woche habe ich die Zellen schon darstellen können und auch den beschriebenen Zusammenhang mit Stäbchenfaden und Nervenfasern nachgewiesen; sie bestanden aus einer durchsichtigen Membran, welche einen runden Kern mit Kernkörperchen umschloss, dagegen fehlte der granulöse Inhalt noch völlig.

Nach der Beschreibung der Ganglienzellen und ihrer äusseren Fortsätze ist es nöthig noch einmal auf die Faserschicht zurückzukommen. Die beiden Bestandtheile, welche dieselbe zusammensetzen, habe ich nun beschrieben, die Fasern der Bindesubstanz und die äusseren Aeste der Ganglienzellen. Innerhalb der Maschen des engen Bindegewebsnetzes vereinigen sich die Aeste der Ganglienzellen mit den Fasern, welche von den Körnerzellen in die Faserschicht eintreten. Beide Arten von Fasern, die des Bindegewebes und die der Nervensubstanz, sind nur an einzelnen Stellen miteinander zu verwechseln, da sie in den meisten Regionen der Retina schon durch ihre Grösse äusserst different sind. Beide gehen niemals ineinander über, aber das Gewirre beider ist der Art, dass eine einzelne Faser sich niemals in senkrechten Durchschnitten verfolgen lässt. An den Stellen, wo die Grösse der Fasern nicht den entscheidenden Unterschied liefert, bleibt doch die Bestimmung der einzelnen Faser leicht. Die Fortsätze der Ganglienzellen theilen sich in kleinere Zweige, bilden ein divergirendes Büschel, die Fasern der Bindesubstanz combiniren sich in unendlicher Weise, schwanken durch gelegentliche Verdickungen und Verdünnungen zwischen beträchtlichen Breitendimensionen, aber stets entsteht aus der Vereinigung zweier Fasern nur eine Faser, deren Dicke jeder einzelnen gleichkommt, welche also keine Verdoppelung darstellt. Zum Studium dieser Verhältnisse ist beim Walfisch das Anwenden einer 800fachen Vergrösserung durchaus nicht nöthig und schon dadurch wird die Erkenntniss sehr erleichtert.

Die Nervenfaserschicht breitet sich vom Eintritt des Opticus in die Bulbushöhle nach allen Seiten gleichmässig aus. Der Eintritt geschieht beim Walfisch ungefähr im Centrum, die Papille selbst ist durch eine kleine Depression von 3 Mm. Breite in ihrer Mitte kenntlich. Die Gefässe der Retina treten nicht in ihr aus, sondern durch zwei besondere Löcher der Sclerotica hindurch. In der Nähe der Papille

hat die Schicht eine Dicke von 0,003 Mm., nimmt aber sehr rasch ab durch Verschwinden ihrer Elemente, so dass sie schon weit vor dem Aequator aufhört eine vollständige Schicht zu bilden, sondern nur noch aus einzelnen in dem dichten Netz der Bindegewebsfasern sich verlierenden Fasern besteht. Im Verhältniss zu ihrer Massenabnahme verstärkt sich die Bindesubstanz und lässt durch das Auftreten besonderer Formen die Schicht oder vielmehr ihren Ort nicht verschwinden. Es geschieht dies einmal durch Verdickung der Limitans, dann aber hauptsächlich durch das Einschieben kleiner Bogen der sogenannten Limitansfasern, welche sich durch ihre grosse Breite, Glanz und Kürze der Bogen in etwas vor den anderen Theilen der Bindesubstanz auszeichnen und den Raum zwischen Limitans und Ganglienzellenschicht erfüllen. Ausser diesen Fasern des Bindegewebes besteht die Nervenfaserschicht nur aus Nervenfasern; sie sind beim Walfisch sehr fein, etwa 0,0015 Mm. breit, und mit etwa doppelt so breiten, nicht ganz regelmässigen Varicositäten besetzt (Fig. 26 *b*). Ein matter Glanz ist für die Nervenfasern charakteristisch, in ihrem Verlaufe bieten sie nichts bemerkenswerthes dar, sie endigen als innere Aeste der Ganglienzellen. Die Verdünnung der Schicht steht natürlich mit der Endigung an den Zellen und daher mit der Zellenmenge, welche die Schicht von der Papille her schon passirt ist, in directem Verhältniss. Daher stammt auch das rasche Dünnerwerden der Schicht in der Nähe des Centrums. Die Frage, ob eine oder mehrere Nervenfasern in jeder Zelle endigen, habe ich trotz vieler Mühe nicht zu lösen vermocht, da doch im Ganzen die Verbindung zwischen Nervenfaser und Zelle nur sehr selten zu finden ist. Ein Urtheil hierüber kann ich mir nicht erlauben.

Max Schultze hat die Nervenfasern der Netzhaut für nackte Axencylinder erklärt; die Entwicklungsgeschichte lehrt aber, dass die Retina den späteren Hirntheilen völlig gleich steht. Ehe daher die blassen Fasern des Gehirn nicht für nackte Axencylinder erklärt sind, hat eine solche Auffassung nicht die geringste Berechtigung. Die Einschiebung der dunkelrandigen Opticusfasern zwischen ursprünglich nicht getrennte Theile ist für die Bedeutung derselben von keinem Einfluss. —

So hängt also die Nervensubstanz der Retina ununterbrochen zusammen. Die Nervenfaser geht in die Ganglienzelle über, theilt sich durch diese in zahlreiche Aeste, jeder dieser Aeste tritt an eine Körner-

zelle heran, der von den Körnerzellen nach aussen abtretende Faden theilt sich wieder in eine kleinere Anzahl, schliesst in sich die Körner und endigt endlich als centraler Faden des Stäbchens. Die Elemente der Stäbchenschicht sind die äussersten Endigungen des Sinnenapparates; sie nehmen den kleinsten Sinneseindruck auf und von ihnen wird er durch die Fasern der Nervensubstanz zu den Nervenfasern geleitet, zu gleicher Zeit aber aus seinem ursprünglichen Zustande in einen der Nervenfaser adäquaten Reiz umgewandelt. Diese Umwandlung geschieht wahrscheinlich durch die Körner *). Dann werden die Stäbchenfaden durch die Körnerzellen zu einer kleinen Einheit, durch die Ganglienzellen zu einer grossen vereinigt. Es ist die Sache der Physiologie, die Aufgabe der Netzhaut festzustellen oder zu bestimmen, wie sehr und in welcher Weise der Eindruck der centralen Stäbchenfaden bis zur Nervenfaser verändert wird, dann erst kann die Function der einzelnen Retinatheile in erschöpfender Weise besprochen werden. Die grossen Fortschritte der physiologischen Optik werden aber nicht verfehlen mehr Einfluss auf die Beurtheilung des Retinabaues zu üben, als sie es bis jetzt gethan haben.

Das Nervengewebe der Retina verhält sich in allen Gegenden der Retina gleich oder vielmehr die Verbindung der einzelnen Theile untereinander bleibt dieselbe, welche Gegend der Retina man auch untersuchen mag. Die Veränderungen, welche das Nervengewebe vom Centrum bis zur *ora serrata* erleidet, sind rein quantitativer Art. Es scheiden sich aber in diesem Vorgange die eigentlichen Ganglientheile von dem Endapparate sehr deutlich. Die Nervenfaserschicht wird erst dünner, dann hört sie auf eine zusammenhängende Schicht zu bilden, weil die Zahl der Nervenfasern durch die Endigung an den Ganglienzellen sehr rasch abnimmt. Die Schicht ist etwa anderthalb Centimeter von der Papille nicht mehr als solche nachzuweisen, an ihre Stelle treten die Netze der Limitansfasern (Fig. 11, 10 u. 9). Die Nervenfasern bleiben überall dieselben. Die Ganglienzellenschicht verliert erst vier Millimeter vor der *ora serrata* die dichte Lagerung der Zellen, dann werden die Zwischenräume zwischen ihnen immer grösser und endlich sind die Zwischenräume breiter, als die Zellen. Auch diese Räume werden

*) Eine Bestätigung dieser Ansicht finde ich in der dreifachen Quertheilung der Körner, welche Henle entdeckt hat.

von den aufsteigenden Netzen der Limitansfasern ausgefüllt. Etwa einen Millimeter von der *ora serrata* hören die Ganglienzellen und mit ihnen die Nervenfasern ganz auf, an ihrer Stelle besteht das Fasernetz der Limitans noch während einer kurzen Strecke fort. Wenn in dieser Weise die Schicht der Zellen an Ausdehnung und Masse fortwährend verliert, so nimmt doch das einzelne Element derselben, die Zelle, nicht an Volumen ab, sondern um das doppelte und dreifache zu, wie ein Blick auf Figur 21 lehrt, die Zellen des Centrums stehen rechts, die der Peripherie links. Ebenso werden die äusseren Fortsätze der Zellen robuster, es entspringen bedeutend mehr solcher Fortsätze aus jeder Zelle entsprechend ihrer Grösse; die unmittelbar von der Zelle abgehenden Fortsätze sind die Vereinigung von sehr vielen Endästen. Dabei weicht der Verlauf der feinsten Endäste innerhalb der Faserschicht immer mehr von der radialen ab und vermuthlich wird die Zerstreuung derselben und Vermischung mit den Endästen benachbarter Zellen eine weit beträchtlichere. Die Bestandtheile des Retinaganglions, Nervenfasern und Ganglienzellen vermindern sich also im Verlauf der Schichten von dem Centrum der Retina bis zur *ora serrata* wohl an Zahl, aber nicht an Umfang des einzelnen Elementes, im Gegentheil die Grösse der Ganglienzellen und die Zahl ihrer äusseren Fortsätze nehmen zu.

Ganz anders verhält es sich mit dem eigentlichen Sinnesapparat der Retina, mit der Endigung der äusseren Zellenfortsätze. Bis dicht vor die *ora serrata* ändern die Bestandtheile desselben ihr Ansehen, ihre Grösse nicht, die Stäbchen stehen dicht gedrängt, die Zahl der abgehenden Fasern bleibt dieselbe, aber sie enthalten in steigender Progression immer weniger Körner und da die Zahl der Körnerzellen ebenfalls abnimmt ist es anzunehmen, dass sich in jeder Körnerzelle eine grössere Zahl äusserer Faden vereinigt. Von den inneren Faden der Körnerzellen tritt eine weit grössere Zahl zu einer Ganglienzelle zusammen. Während also das einzelne Element, Stäbchen, Korn und Körnerzelle sich nicht verändert, verkürzt sich der Faden, welcher sie verbindet, in eben dem Maasse, wie die Körnerschicht schmaler wird; nur die Strecke von der Körnerzelle bis zur Ganglienzelle wird im Allgemeinen beträchtlich länger. Die Verminderung der Körner und die stärkere Vereinigung der Faden weisen in gleicher Weise darauf hin, dass der einzelne Faden an Dignität verliert. Dagegen gewinnt die einzelne Ganglienzelle an Dignität, ihre Gesammtzahl vermindert sich.

Bei der Betrachtung der Bindesubstanz habe ich schon auseinandergesetzt, wie die Retina vier Millimeter von der *ora serrata* sich unter einem ziemlich constanten spitzen Winkel fortsetzt und nach immer stärkerer Verdünnung endlich verschwindet, dass ferner der letzte Rest der Retina allein aus den verkümmernden Ueberbleibseln der Bindesubstanz zusammengesetzt ist. Das Aufhören des Nervengewebes geschicht sehr rasch. Den Beginn desselben bezeichnet das gänzliche Verschwinden der Ganglienzellen und Nervenfasern, welches etwa einen Millimeter nach innen von der *ora serrata* vollendet ist; in gleichmässiger Weise und sehr schnell rareficiren Stäbchen, Körner und Körnerzellen. Die Stäbchen bilden keine zusammenhängende Schicht mehr; die hier und da zerstreut stehenden Stäbchen sind kürzer, kleiner, glänzen nicht. Natürlich folgt hieraus eine gleiche Verminderung der Fasern, deren Körner mehr und mehr an Zahl abnehmen; die Körnerzellen richten sich in ihrer Verringerung genau nach der Zahl der Fasern. Binnen einer Ausdehnung von einem Millimeter, also an der *ora serrata,* sind die Elemente des Nervengewebes völlig aus der Retina geschwunden. Dadurch dass an die Stelle der einzelnen verschwindenden Schicht Netze von verdickten Bindegewebsfasern treten, bleibt der Ort der Schicht noch eine kurze Strecke hindurch erkennbar und verschwindet dann erst in der zuletzt uniformen Masse des Bindegewebes. Am längsten glaubt man noch einzelne Körner in diesem Reste der Retina zu sehen, allein es beruht dies ganz entschieden auf einer Verwechslung mit den Kernen der Bindesubstanz, welche gerade an dieser Stelle in grosser Menge auftreten und hier auch mit den Körnern an Grösse ziemlich übereinstimmen. Die Körner hören mit den Stäbchenfaden zu gleicher Zeit auf. In welcher Weise das Bindegewebe das äusserste Ende der Retina bildet, ist schon früher beschrieben worden. Da ich die *ora serrata* für ein künstliches Trennungsproduct halte und den Beweis dafür geliefert habe, so ist die Ausdehnung der Retina von der *ora serrata* bis zu ihrem gänzlichen Verschwinden auf der Hyaloidea keine constante, sie variirt etwa von einem bis zwei Millimeter.

Dasjenige, was über die Entwicklungsgeschichte bekannt ist, lässt sich noch kurz zusammenfassen. Ich glaube auch von Seiten der Histogenese den Beweis für die Ansicht von Kölliker geliefert zu haben, dass Retina und Pigmentepithel der Chorioidea aus der secundären Augenblase entstehen und zwar Pigmentepithel und Stäbchenschicht

aus ihrem äusseren Blatte, die übrigen Schichten der Retina aus dem inneren Blatte. Zu einem Zeitmoment, wo der vierte Theil des Fötallebens beinahe erreicht war, fand sich das Nervengewebe der Retina völlig ausgebildet und in dem späteren Zusammenhange, das Bindegewebe dagegen noch nicht angedeutet.

Schon lange habe ich bei meinen Untersuchungen der Retina die Frage beachtet, ob sich nicht Gewebstheile finden liessen, welche auf eine fortwährende Regeneration der Membran während des Lebens hindeuteten. Niemals ist es mir geglückt, derartige Präparate zu erhalten und muss daher diese Frage, welche in der Betrachtung des Nervengewebes überhaupt bis jetzt nicht die verdiente Rücksicht gefunden hat, bis zu einer glücklicheren Beobachtung eine offene bleiben.

Capitel 4.

Allgemeine Betrachtung der Retinastructur bei allen Wirbelthieren.

Allein aus der Retina des Walfisches lässt sich die Structur der Retina nicht erkennen, aber sie steht dem Ideal, dem Typus, welcher für die Netzhaut aller Wirbelthiere festzustehen scheint, näher als die Retina aller anderen von mir untersuchten Thiere und zwar ist sie jeder in vielen Theilen an Klarheit überlegen. Untersucht habe ich Karpfen, Hecht, Aal, Frosch, Erdsalamander, Wassersalamander, gewöhnliche Eidechse, Gans, Taube, Huhn, Feldhuhn, Maulwurf, Maus, Katze, Hund, Hase, Kaninchen, Schaf, Rind, Pferd, Mensch. Wenn man die Frage über die Bedeutung der Zapfen ganz bei Seite schiebt und die geringe Grösse der Walfischstäbchen nicht berücksichtigt, so muss jedem Forscher auf der Stelle einleuchten, dass die Netzhaut des Walfisches einmal die Zusammensetzung der Membran überhaupt völlig klar darlegt, zweitens auch über die Structur der Schichten und über die Bedeutung ihrer wesentlichen Bestandtheile ein noch nicht gekanntes Licht verbreitet. Es erspart daher sehr weitläufige Umwege, wenn man

von der Darstellung der Retina mehrerer Thiere absieht und von der einen, welche man dem Typus möglichst nahestehend hält, ausgehend nur die wichtigsten Variationen bespricht. Ich kann wenigstens zur Vertheidigung dieser Methode aus meiner eigenen Erfahrung anführen, dass die häufigen Wiederholungen in dem Müller'schen Werke meine Aufmerksamkeit lange Zeit auch von wichtigen Puncten abgelenkt haben.

In Betreff des Bindegewebes der Retina hat M. Schultze einen wesentlichen Fortschritt für die Deutung des ganzen Netzhautbaues angebahnt, allein ich bin lange in Zweifel gewesen, ehe ich entscheidende Präparate fand und dieser Ansicht mit voller Ueberzeugung beitreten konnte. Bis dahin erschien mir die Begründung derselben nicht fest genug, da die richtige Erklärung fehlte, und die allzu getreue Annahme derselben, wie sie von verschiedenen Seiten erfolgte, führte scheinbar unüberwindliche, jedenfalls Misstrauen erweckende Schwierigkeiten herbei.

Wenn wir also die Structur der Retina im Allgemeinen betrachten, so finden sich bei allen Wirbelthieren zwei Gewebeformen, welche in allen Richtungen miteinander verwoben gemeinsam ungefähr zu gleichen Theilen die Membran zusammensetzen, das Nervengewebe und das Bindegewebe. Das Nervengewebe besteht aus den Opticusfasern, den Ganglienzellen, den Körnerzellen, den Stäbchen (Zapfen), den Fasern, welche Ganglienzellen mit den Körnerzellen verbinden, und den Faden, welche, aus den Stäbchen hervortretend, zu den Körnerzellen verlaufen; letztere enthalten die Körner. Der eigentliche specifische Sinnesapparat des Auges beginnt mit den äusseren Fortsätzen der Ganglienzellen, setzt sich durch die Körnerzellen fort, enthält die Körner und endigt knopfförmig in dem äussersten Ende des centralen Stäbchenfaden. Der Entwicklungsgeschichte zufolge ist das Nervengewebe der Retina aber nicht mit anderen peripherischen Nervenendigungen zu vergleichen, sondern stellt einen Theil des Hirns dar, welcher von der grossen Hirnmasse später durch dazwischentretende Theile getrennt wird und als selbstständiger Theil bestehen bleibt. — Der Bindesubstanz gehören alle übrigen Theile der Retina an, sie erstreckt sich von der inneren Endigung der Stäbchenschicht bis zur *membrana limitans*. Die Hauptmasse wird innerhalb der Limitans, der Faserschicht und der sogenannten Zwischenkörnerschicht zusammengefasst; zwischen diesen

Schichten und noch nach aussen bis zur äusseren Grenze der Körnerschicht wird dann durch die Aeste der Faserzellen und neue eingeschobene Zellen ein anderes radiäres Netzwerk gebildet, welches nur zur Verbindung des Bindegewebe dient. Für alle Wirbelthiere ist also zuerst die Zusammengehörigkeit und die Verflechtung dieser beiden Systeme zur Bildung der Retina festzuhalten.

In der Netzhaut aller Wirbelthiere lässt sich die Bindesubstanz mit leichter Mühe nachweisen und ihre Structur folgt bei allen einem bestimmten Typus, welcher sich beim Walfisch am einfachsten und schönsten verfolgen lässt. Das Grundelement des Bindegewebes scheint nur sehr wenig zu differiren insofern nur eine Verschiedenheit in der Zahl der Zellenäste vielleicht besteht. Jedenfalls herrscht die zweiästige Faserzelle vor, wenigstens habe ich bei allen von mir untersuchten Thieren keine anderen Elemente finden können. Solche vielästige Zellen, wie sie H. Müller von *Acerina*, *Perca* und *Cyprinus* beschreibt und abbildet*), und auch die, welche er an derselben Stelle aus der Zwischenkörnerschicht der *Chelonia Midas* **) zeichnet, lassen sich zum grössten Theil durch Combinationen der zweiästigen Zelle erklären. In Figur 5 habe ich eine Zelle abgebildet, welche die Entstehung einer scheinbar vielästigen Zelle für die Retina des Walfisches nachweist. Doch selbst wenn für einige Thiere die vielästige Zelle als Element des Retinabindegewebes anzunehmen wäre, kann ich keinen wesentlichen Unterschied darin finden, ob das ganze System durch vielästige Zellen oder durch Combinationen zweiästiger Zellen aufgebaut wird. Die gemeinschaftliche Natur der Bindegewebszellen in der Retina spricht sich durch die sonstige Uebereinstimmung für alle Thierclassen aus.

Gegen Essigsäure verhalten sich die Zellen des Bindegewebes resistent, sie werden nur etwas durchsichtiger, indem die äussere Contour etwas an Schärfe verliert und einzelne kleine Partikelchen im Innern der Zellen verschwinden. Die Zellen besitzen alle in ihrer Mitte einen rundlichen Kern mit scharfer Contour und leicht granulirtem Inhalt, in welchem sich nicht immer, aber doch gewöhnlich ein rundes Kernkörperchen unterscheiden lässt. Die Zelle selbst scheint kaum einen Inhalt zu haben, nur hin und wieder sieht man in den einfachen

---

*) l. c. Tab. I. Fig. 9—13.

**) l. c. Tab. I. Fig. 14.

Faserzellen eine geringfügige, bald grobe, bald feine Granulirung. Die Membran der Zelle ist glänzend durchsichtig mit wechselnder Contour; ist die Zelle ausgedehnt, so ist die Contour kaum bemerkbar; stellt die Zelle aber eine schmale Faser vor, so wird die Contour derb und scharf. Die Membran bildet natürlich die Hauptmasse der Zelle, bedingt ihre Form, Grösse und Function. Durch partielle oder allgemeine Ausdehnung der Zellmembranen können die mannichfachsten Formen entstehen, in ihrem höchsten Grade führen sie zu der Bildung jener schleierförmigen Membranen, welche sich beim Walfisch finden.

Durch Combination dieser Zellen wird die Bindesubstanz der Retina zusammengesetzt, indem sich die Aeste derselben fest verbinden und durch immer neuen Anschluss von Zellen endlich ein System entsteht, welches in allen Dimensionen der Netzhaut zusammenhängend von der Limitans bis zur äusseren Grenze der Körnerschicht reicht. In der Limitans treten die Bindegewebsfasern zu einer festgeschlossenen Membran zusammen, in ihr findet sich kein anderes Gewebe. Von der Limitans aus durchsetzen die Fasern, welche durch den Anschluss neuer Zellen gebildet werden, die Retina bis zur inneren Stäbchenendigung radiär, wenn auch die einzelne Faser nicht immer genau radiär verläuft. Die Fasern verbinden sich fortwährend in aller Richtung untereinander und stellen ein vielfach durchbrochenes Netzwerk dar. Durch Aufhäufung dieser den Schichten parallelen Verbindungsfasern geschieht die Bildung der Faserschicht, der Zwischenkörnerschicht und der äusseren Begrenzung der Bindesubstanz, welche M. Schultze als *membrana limitans externa* bezeichnet hat. Diese äussere Begrenzung findet sich nur in der Gegend der *ora serrata* deutlich in Art einer Membran. Die Zwischenkörnerschicht findet sich bei manchen Thieren nicht und hat innerhalb der Körnerschicht nicht dieselbe Lage während der Ausdehnung der Retina. Völlig constant ist von diesen schichtartigen Netzwerken nur die Faserschicht, welche den Namen »granulöse« bei keinem Wirbelthiere mit Recht verdient. Bei manchen Thieren finden sich die schleierartigen Ausdehnungen der Zellmembran in solchem Maasse, dass dadurch kleine fast völlig abgeschlossene Hohlräume entstehen, welche zur Aufnahme der Körnerzellen bestimmt sind. Wenn ein senkrechter Durchschnitt gerade die äussersten Bindegewebsfasern trifft, kann auch im Centrum der Retina der Anschein einer *limitans externa* erregt werden.

In den Zwischenräumen der Bindesubstanz liegt das Nervengewebe der Retina, sie völlig erfüllend, aber niemals mit derselben in Verbindung tretend. Nur an einer Stelle liesse sich von vornherein eine solche Verbindung vermuthen, und zwar in dem Berührungspuncte der Stäbchenschicht mit der Körnerschicht. Ich habe lange gesucht, ob ein Zusammenhang zwischen der Stäbchenhülle, welche doch jedenfalls dem Bindegewebe nahe steht, und den äussersten Bogen der Bindesubstanz zu finden wäre, allein stets mit negativem Erfolge. Nur Einmal habe ich beim Frosch von der Stäbchenhülle eine höchst feine Glasmembran nach innen abgehen gesehen, allein weitere Untersuchungen haben mir niemals ähnliche Präparate gezeigt und muss daher lieber annehmen, dass ich durch jenes Präparat getäuscht bin. Obgleich durch diesen Zusammenhang die völlige Einfassung des Nervengewebes durch die Bindesubstanz demonstrirt wäre, so ist doch davon also vorläufig noch abzusehen. Die Entwicklungsgeschichte, welche nachweist, dass die Stäbchenschicht aus dem äusseren, die Körner- und die übrigen Schichten der Retina aus dem inneren Blatte der secundären Augenblase hervorgehen, spricht gegen eine solche Verbindung. Weitere Untersuchungen werden diesen ausserordentlich schwierigen Punct erledigen, für die Auffassung der einzelnen Theile ist dieser Zusammenhang von keiner grossen Wichtigkeit. —

Für alle Wirbelthiere gilt ferner die Regel, dass die Menge des Bindegewebes und die Form des einzelnen Elementes nach den verschiedenen Regionen der Retina sehr wesentlichen Schwankungen ausgesetzt ist. Gegen die *ora serrata* hin nimmt die relative Menge der Bindesubstanz continuirlich zu, nach dem Centrum der Retina ab. Die einzelnen Fasern sind im Centrum sehr fein, mit den Nervenfasern fast zu verwechseln; je weiter die untersuchte Gegend sich der *ora serrata* nähert, werden sie immer dicker, massiver. Entsprechend vermehren und vermindern sich die Maschenräume des von den Fasern gebildeten Netzwerkes.

Das Nervengewebe erfüllt also die Zwischenräume, welche die Bindegewebsfasern zwischen sich lassen, für sich allein bildet es die Stäbchenschicht, wenn wir die Hülle der Stäbchen zum Nervengewebe rechnen wollen. Zu einer richtigen Auffassung des Nervengewebes ist es von neuem nöthig auf die Entwicklungsgeschichte zurückzugehen. Die Netzhaut ist ein Theil der ursprünglichen Hirnanlage und wird erst

durch spätere Entwicklungsvorgänge von den Theilen getrennt, welche nach vollendeter Ausbildung als Gehirn bezeichnet werden, aber nicht mehr die Gesammtheit der ursprünglichen Anlage repräsentiren. Dem entsprechend findet man kurz vor Ablauf des ersten Viertheiles des Fötallebens das Nervengewebe der Retina schon vollständig entwickelt und dem Hirn in dieser Entwicklungsstufe völlig gleichstehend, wie ich es vor kurzem Gelegenheit gehabt habe nachzuweisen. Schon Remak und Kölliker haben die Retina mit einem flächenartigen Ganglion verglichen und aus dieser sehr richtigen Anschauungsweise ergeben sich für die histologische Physiologie der Retina die bedeutendsten Aufschlüsse. Aber sehr verkehrt ist es, die Retina den Körperganglien gleichzusetzen. Für die Lehre von den überall im Körper zerstreuten Ganglien lassen sich aus den Retinauntersuchungen keine Anhaltspuncte finden, da die Retina ein Hirnganglion ist. Ueber die Hirnganglien, den Bau des Gehirns und besonders des kleinen Gehirns muss die Structur der Retina grosses Licht verbreiten, nur nicht in der Weise, wie in neuerer Zeit von verschiedenen Seiten die Untersuchungen über das kleine Gehirn benutzt sind, um die Ansichten von dem viel klareren Bau der Retina zu trüben und zu stören.

Das Nervengewebe der Retina bildet eine sehr regelmässig gebildete, überall übereinstimmende Gewebsform, welche sich bei allen Wirbelthieren mit nur geringen Abweichungen wiederholt. Von der Nervenfaser, welche innerhalb des Opticus verlaufend in die Retina eintritt, bis zur Stäbchenschicht erstreckt sich eine fortlaufende Verbindung; die mannichfachen Verbindungsglieder dienen nur um Theilungen der einfachen Fasern vorzubereiten oder um der Leitungsfaser einen höheren physiologischen Werth beizulegen.

Die Opticusfasern bilden zunächst nach aussen von der Limitans eine schmale Schicht, welche neben dem Opticuseintritt am stärksten ist, gegen die Peripherie hin stetig abnimmt und zuletzt nur noch ein vielfach durchlöchertes Gitterwerk darstellt. Ohne dass die Fasern andere Verbindungen eingehen, endigen sie als innere Fortsätze der Ganglienzellen. Noch liegen darüber keine Untersuchungen vor, ob an jeder Ganglienzelle nur eine Nervenfaser oder mehrere ihre Endigung finden. Bis jetzt ist immer nur eine Faser an einer Zelle gefunden. Jedenfalls aber gehört zu jeder Ganglienzelle eine Nervenfaser.

Die Ganglienzellen folgen zunächst nach aussen auf die Nervenfaserschicht; sie liegen meist in einer einfachen Schicht; an bestimmten Stellen (gelber Fleck des Menschen und Affen) und bei bestimmten Thierclassen (Vögeln), welche sich durch scharfes Gesicht auszeichnen, bilden sie eine doppelte und mehrfache Schicht. Gegen die Peripherie nimmt die Zahl der Zellen in regelmässiger Proportion ab, sie liegen nicht mehr eng aneinander, sondern werden durch wachsende, von Bindegewebsfasern erfüllte Zwischenräume getrennt. Eine kurze Strecke von der *ora serrata* hören sie endlich ganz auf. Constant schicken die Ganglienzellen nach der inneren und äusseren Seite Fortsätze ab, seitliche Verbindungszweige zwischen den Zellen finden sich nur selten. Die inneren Fortsätze sind Opticusfasern, die äusseren treten in die Faserschicht ein und bilden im Centrum der Retina einen grossen, gegen die Peripherie einen kleiner werdenden Theil derselben. Die äusseren Fortsätze sind an jeder Zelle stets mehrere, nur im gelben Flecke des Menschen lässt sich die Möglichkeit der Verbindung je einer Zelle mit einem äusseren Faden zugeben; bewiesen ist es aber auch hier noch nicht. Oft entspringen mehrere solcher Fortsätze aus einem dickeren Aste, welcher sich so lange zwei- und dreifach theilt, bis die Endäste die jedem Thiere zukommende geringste Breite der äusseren Fortsätze erreicht haben. Der Ursprung der Zellenäste geschieht unter den verschiedensten Winkeln, sie durchsetzen die Faserschicht in allen Richtungen, nur einzelne an jeder Zelle laufen ziemlich radiär. Das Ende seines Verlaufes findet jeder Fortsatz an einer Körnerzelle und zwar tritt immer nur ein Fortsatz an eine solche Zelle.

Die Körnerzellen liegen der Faserschicht zunächst nach aussen an. Von der äusseren Seite dieser kleinen Zellen entspringen dann ein oder zwei feine Fasern, welche sich wahrscheinlich in eine kleine, bestimmte Zahl Faden theilen und radiär die Körnerschicht durchsetzen. Innerhalb der Faden liegen mehrere Körner, d. h. runde oder ovale Anhäufungen eines wahrscheinlich nervenmarkähnlichen Inhaltes. Der Faden setzt sich dann nach aussen in die Hülle der Stäbchen und Zapfen fort und endigt nahe ihrer äusseren Begrenzung mit einer knopfförmigen Anschwellung.

Dieser Zusammenhang des Nervengewebes findet sich in der Retina aller Wirbelthiere. Die einzelnen Nervenfasern theilen sich in mehrfacher Weise, so dass ein vielfältiges Fadenbündel entsteht, durch Ein-

schiebung specifischer Theile erhält der einzelne Faden die Fähigkeit, den Sinneseindruck aufzunehmen. Bei keinem Wirbelthiere lässt sich eine Abweichung von dieser Construction nachweisen; auch in den kleinsten Einzelheiten folgt der Bau des Nervengewebes dem Typus, welchen ich beim Walfischauge nachgewiesen habe. Die Abweichungen, welche sich finden, verändern nicht den Zusammenhang, wohl aber die Form der einzelnen Theile. Es ist daher nöthig, die einzelnen Theile noch einmal zu betrachten und dabei die Verschiedenheit der Form bei verschiedenen Thieren in das Auge zu fassen.

Die Opticusfasern innerhalb der Retina sind bei den meisten Wirbelthieren blasse Fasern, welche durch Wasser und die meisten Conservationsmittel bald varicös werden und sonst keine weitere Structur darbieten. Die Varicositäten bilden meistens kleine Ausdehnungen der Fasern bis auf das Doppelte ihres Durchmessers; durch längere Maceration können sie aber die vier- und sechsfache Ausdehnung erhalten. Dann verschwindet aber an ihnen der matte Glanz der Faser. Die Varicositäten liegen gewöhnlich in regelmässigen kleinen Zwischenräumen dicht bei einander und geben den Fasern ein rosenkranzförmiges Ansehen; nicht so ganz selten liegen sie auch unregelmässig. Eine Abweichung findet sich beim Kaninchen; hier treten die Opticusfasern in zwei strahligen Büscheln in die Bulbushöhle und innerhalb dieser Büschel sind die Fasern dunkelrandig und enthalten Mark; durch einen noch nicht erklärten Vorgang gehen sie dann in blasse Fasern über. Die Ansicht von M. Schultze, dass die Opticusfasern nackte Axencylinder seien, habe ich schon früher als unerwiesen dargestellt. Alle Nervenfasern verlaufen in der Fläche der Retina und endigen an den Ganglienzellen, dadurch verdünnt sich die Schicht gegen die *ora serrata* immer mehr.

Die Ganglienzellen sind bei allen Wirbelthieren Zellen mit vielfachen Fortsätzen, sie hängen durch dieselben mit den Nervenfasern, mit den Stäbchen und vielleicht bei manchen Thieren untereinander zusammen. Die Grösse der Zellen ist sehr verschieden. Mit grossem Recht ist die Netzhaut als ein flächenartig ausgebreitetes Ganglion anzusehen, an welches sich der eigentliche Sinnesapparat anschliesst. Am deutlichsten fast prägt sich dieser Satz in den Grössenverhältnissen der einzelnen Theile aus. Durch vielfache Untersuchungen bin ich zu der Gewissheit gelangt, dass die Grösse der Nervenzellen und Nervenfasern

in der Retina bei jedem Thiere der Grösse dieser Gebilde in den grossen Hirnganglien entspricht, während alle übrigen Theile der Retina und besonders die Stäbchen in Beziehung auf ihre Grösse ganz anderen Gesetzen folgen, welche uns bis jetzt völlig unbekannt sind, aber jedenfalls aus der Lebensweise und dem dazu nöthigen Grade von Sehschärfe jedes Thieres ihre Begründung suchen müssen. — Die Ganglienzellen bestehen aus einer feinen, durchsichtigen Membran und einem granulirten Inhalt, welcher an unbestimmter Stelle einen runden, scharfcontourirten Kern mit Kernkörperchen umgiebt. Im Centrum der Netzhaut besteht die Ganglienschicht aus einer vollständigen, dichtgedrängten Zellenreihe oder aus einer mehrfachen Reihe; zwischen den Zellen drängen sich einzelne höchst feine Fasern der Bindesubstanz hindurch. Je mehr nach der *ora serrata* die untersuchte Gegend gelegen ist, um so lückenhafter wird die Schicht. Dabei nimmt aber die Grösse der einzelnen Zelle beträchtlich zu, weil sie ein wachsendes Stäbchengebiet repräsentirt und eine steigende Anzahl von äusseren Fortsätzen aufnimmt.

Die Verbindung des Retinaganglions mit dem eigentlichen Sinnesapparat wird durch die äusseren Fortsätze der Ganglienzellen bewirkt. Diese entspringen in sehr verschiedener Breite von den Zellen, die breiteren theilen sich bis die Endäste die jedem Thiere zukommende Breite erreicht haben; bei manchen Thieren finden sich die breiten Aeste nur an den peripherisch gelegenen Zellen. Stets lässt sich aus der Zahl der äusseren Fortsätze ein genauer Schluss auf die Sehschärfe des Thieres machen; je weniger äussere Fortsätze von den Zellen des Centrums abgehen, um so schärfer sieht das betreffende Thier. Die äussere Faserschicht wird von diesen Fortsätzen in allen möglichen Richtungen durchsetzt; zuletzt gehen aber alle in die Körnerschicht nach aussen und finden hier ihr Ende.

Die Körnerschicht wird durch mehrere Etagen der Bindesubstanz in unbestimmte Theile getheilt; am häufigsten beschrieben ist die Zwischenkörnerschicht, sie ist die constanteste und dickste Anhäufung von Bindegewebe und theilt bei vielen Thieren die Körnerschicht in eine äussere und eine innere. Doch hat sie immer eine wechselnde Lage, nimmt bald zu, bald ab an Dicke und es findet sich auch in der Anordnung des Nervengewebes kein tieferer Grund für die Existenz einer solchen Schicht. Wenn man die äusseren Fortsätze der Ganglienzellen

verfolgt, so stossen sie auf eine einfache oder doppelte Schicht runder Zellen, mit welchen sie sich einzeln verbinden, so dass je eine Zelle einen Fortsatz aufnimmt. Diese Körnerzellen bilden die innerste Lage der Körnerschicht oder den innersten Theil der inneren Körnerschicht. Die Zellen sind rund, leicht granulirt, enthalten einen grossen Kern mit Kernkörperchen. Ihre Zahl entspricht, so weit es sich beurtheilen lässt, genau der Zahl der Fortsätze, wenigstens gehen von diesen keine an ihnen vorbei nach aussen. An diese Körnerzellen schliessen sich dann die eigentlichen Körner, welche durch die Zwischenkörnerschicht entweder von jenen getrennt oder in zwei nicht unterschiedene Theile getheilt werden.

Dem Zusammenhange des Gewebes nach setzt sich die Faser, welche von innen in die Körnerzelle einging, nach aussen wieder fort und zwar theilt sie sich entweder vermittelst der Zelle oder gleich nach ihrem Abgange von dieser in eine geringe Anzahl feiner Faden. Der weitere Verlauf des Fadens ist genau radiär, Verbindungen oder Theilungen geht er nicht mehr ein. Innerhalb dieser Faden liegt eine gewisse Zahl von Körnern, welche als runde Ansammlungen eines markähnlichen Inhaltes anzusehen sind. Die Entdeckung Henle's, dass frische Körner eine dreifache Quertheilung zeigen, verspricht für die Bedeutung derselben grossen Werth zu haben. Die Körner liegen nur selten in der Axe der Faser, meist biegen sie dieselbe zur Seite. Bei vielen Thieren hebt sich die Membran des radiären Fadens sichtbar von den Körnern ab, bei anderen geschieht dies nicht so deutlich, sondern das Korn erfüllt den Faden ganz. Für das innerste und das äusserste Korn ist es bei allen Thieren Regel, dass sich die Fadenmembran fest mit ihnen verbindet, und beide Körner liegen immer in der Axe des Fadens. Sonst scheint der Faden nur aus einer feinen Membran zu bestehen. Von den äussersten Körnern jedes Fadens geht derselbe nach aussen weiter, wird aber so fein, dass er schwer erkennbar ist. Wenn dieses Korn dicht vor dem Stäbchen liegt, so entspringt der Faden aus der Mitte einer dellenförmigen Depression, deren Grösse genau dem Stäbchendurchschnitt entspricht. Auf der Depression ruhen die Stäbchen.

Die Stäbchenschicht enthält die äussere Endigung des Nervenapparates. Der Körnerfaden lässt sich in die Stäbchen und Zapfen hinein verfolgen, verläuft in der Mitte derselben und endigt mit einer

glänzenden, runden oder ovalen Anschwellung nahe der äusseren Begrenzung der Schicht. Der centrale Faden wird bei allen Wirbelthieren von einer glänzenden Hülle umgeben, welche dem Bindegewebe nahe zu stehen scheint. Sie ist sehr fein und liegt bei manchen Thieren dem centralen Faden eng an; bei anderen (Frosch, Salamander) findet sich zwischen Hülle und centralem Faden eine dem Nervenmark ähnliche Zwischensubstanz, welche durch Chromsäure krümlicht wird.

Eine Vergleichung dieser Beschreibung des Retinabaues mit der Structur der Walfischretina erweist auf der Stelle, wie nahe die letztere dem Typus der Retina kommt; mit wenigen, vorläufig geringfügigen Abänderungen kann sie für die Retina jedes anderen Wirbelthieres als maassgebende Richtschnur angesehen werden. Die Unterscheidung der Stäbchen und Zapfen habe ich schon bei der Walfischretina besprochen und unterlasse daher die Wiederholung.

Mit Absicht habe ich in der ganzen Arbeit den Namen »Radialfaser« vermieden, da ich glaube, dass derselbe nur Verwirrung in der Betrachtung der Retina anrichten würde, wenn man ihn jetzt noch gebrauchen wollte. Die Fasern, welche H. Müller Radialfasern nannte, sind zweierlei Art; beide Formen durchsetzen die Retina nur stellenweise radiär, weichen bald von diesem Verlauf ab und durchsetzen niemals die ganze Retina. Die erste Art wird von dem Nervengewebe gebildet. Diese Fasern beginnen von dem centralen Faden der Stäbchen, sie laufen in der Stäbchen- und Körnerschicht radiär, in der Faserschicht weichen sie von dieser Richtung ab und endigen an den Ganglienzellen. Für diese Fasern würde ich den Namen »Müller'sche Fasern« nach dem Entdecker vorschlagen, um einen gemeinschaftlichen Namen für die zu denselben gehörenden Gebilde festzuhalten und so die Verständigung zu erleichtern. Die zweite Art von Radialfasern gehört der Bindesubstanz an. Die Bindegewebsfasern bilden zwischen Limitans und Faserschicht besonders im Centrum der Retina und dann in der Körnerschicht grosse Bogen; stehen mehrere solcher Bogenäste senkrecht aufeinander, so bilden sie radiäre Fasern, welche von beiden Seiten in der Faserschicht endigen. Jede solche Faser wird aus mehreren Bindegewebszellen oder ihren Aesten zusammengesetzt; bei guter Präparation findet man an ihnen die zugehörigen Zellen oder wenigstens den Ort, wo diese die radiäre Richtung verlassen. Diese Fasern hängen untereinander zusammen. Ihre Breite ist in den meisten Gegenden der

Retina beträchtlicher als die der Müller'schen Fasern. Sie endigen immer vor der Stäbchenschicht. Innerhalb der Retina verlaufen sie meistens nur eine kurze Strecke radiär und erst durch die Präparation wird aus dem Bogen eine gerade Faser. Es ist ferner sehr erklärlich, dass man diese Fasern innerhalb der Körnerschicht nicht selten in der Schichtrichtung, also senkrecht auf die radiäre verlaufen sieht. Sie enthalten bestimmt contourirte Kerne mit Kernkörperchen, je nachdem eine ganze Faserzelle in sie aufgeht. Für diese Fasern bedarf es schwerlich eines besonderen Namens. Da wir nun gelernt haben, dass sich zweierlei Fasern in der Retina finden, ist eine Verwechslung nicht mehr möglich. Dass Müller sie verwechselt hat, erklärt sich leicht durch die geringe Klarheit, welche er in der Retinauntersuchung vorfand, und durch die Thierclassen, welche er seiner eigenen Untersuchung zu Grunde gelegt hat.

Capitel 5.

Physiologische Folgerungen.

Wenn es nun auch möglich ist, die Grundzüge der Retinastructur nachzuweisen, so sind doch die Folgerungen, welche sich aus derselben über das Zustandekommen der Gesichtsempfindung ableiten lassen, noch sehr wenig eindringend in das Wesen derselben. Zunächst muss man bei der physiologischen Betrachtung der Retina dabei beginnen, dass die Retina ein flächenartig ausgebreitetes Hirnganglion ist, an welches sich unmittelbar der Endapparat zur Aufnahme des Sinneneindruckes anschliesst. Es wird sich daher die Function der Retina nicht als eine einfache herausstellen können; sie wird einmal in der Aufnahme des Gesichtseindruckes und zweitens in einer Verwerthung desselben bestehen, soweit das Ganglion dazu im Stande ist. Aus dem Bau der Netzhaut erhellt von vornherein, dass auch die letztere Aufgabe, die Verwerthung des gemachten Sinneseindruckes, keine einfache ist, zwei verschiedene Momente derselben lassen sich in der Retina nachweisen. Die Gänglienzellen, unterstützt von den Körnerzellen, dienen zur Ver-

einigung der einzelnen Lichteindrücke zu grösseren Ganzen; zweitens aber wird der erste Sinneseindruck in einen der Nervenfaser adäquaten Reiz während seines Durchtrittes durch die Retina verwandelt.

Der Lichteindruck wird von den Stäbchen und Zapfen und zwar von der äusseren Endigung ihres centralen Fadens aufgenommen; es wird in dieser durch den Lichtstrahl eine chemische oder physikalische Veränderung gesetzt, deren weitere Folge die Fortleitung eines Reizes im Sehnerven zum Gehirn ist. Dafür dass die centralen Faden das Organ zur Aufnahme des Gesichtseindruckes sind, bedarf es nur des Beweises, dass der Opticuseintritt blind ist und dass der centrale Faden die Endigung der äusseren Ganglienfortsätze bildet, also von ihm bis zur Nervenfaser eine continuirliche Verbindung besteht. Die Beweise, welche man von der Anordnung, geraden Stellung der Stäbchen, von der mosaikartigen Bildung des Bildes, von der genauen Berechnung des kleinsten Gesichtseindruckes und seiner vermeintlichen Uebereinstimmung mit dem Durchschnitt der Stäbchen hat ableiten wollen, sind glücklicherweise unnöthig; denn sie ruhen auf sehr schwachen, zum Theil sogar falschen Hypothesen. Wenn sich auch das physische Bild im Auge in eine Mosaik zerlegen lässt, so ist das empfundene Bild doch etwas ganz anderes, es kann nicht so zerlegt werden. Daraus dass der einzelne centrale Faden den kleinsten Sinneseindruck empfängt, folgt noch keineswegs, dass sein Durchmesser der Grösse der kleinsten Gesichtsempfindung entspricht. Der Wechsel der möglichen Unterscheidung, die Adaptation des Auges, erweist schon hinreichend, dass in dieser Verbindung vielmehr psychischer Vorgang anzunehmen ist, als unsere physikalische Zeit zugestehen möchte.

Als empfundene Einheit muss jedenfalls der Eindruck der Ganglienzelle aufgefasst werden; denn die Ganglienzelle fasst alle ihr zugeführten Reize zusammen, bringt aus ihnen einen Gesammteindruck zu Stande, welcher als ein völlig einförmiger in die Nervenfaser übergeht. Der kleinste Sinneseindruck kann also dem kleinsten Empfindungseindruck nicht entsprechen. Der Ganglienschicht noch höhere psychische Functionen zuzuschreiben, ist aber nicht möglich wegen der subjectiven Gesichtsphänomene, welche nach Verlust der Sehkraft in Folge von Augenkrankheiten noch innerhalb der Augen entstehen können.

Trotzdem also dass diese Beweise nicht stichhaltig sind, bleibt doch der Stäbchenschicht die Function unbenommen, den ersten Eindruck

des Lichtstrahles aufzunehmen, einfach schon aus dem Grunde, weil niemals einem Zwischengliede, sondern immer dem Endgliede des Nervengewebes diese Aufnahme zugeschrieben werden muss. Natürlich ist das Ende des centralen Faden der Punct, wo diese Aufnahme geschieht; auch für die Gesichtsempfindung bleibt die Unterscheidung zwischen Zapfen und Stäbchen also völlig gleichgültig. Hülle und Marksubstanz beider Gebilde sind nur als Isolationsmittel der centralen Faden anzusehen. Ich sehe übrigens in der Aufnahme des Lichteindruckes einen chemischen Vorgang, weil derselbe die Lichteinwirkung überdauert, und weil die Aufnahme bei längerer Lichteinwirkung aufhört*).

Auf dem Wege von dem Knopfe des centralen Fadens bis zur Nervenfaser vollzieht sich dann die Veränderung des Lichteindruckes in einen der Nervenfaser adäquaten Reiz. Da die Nervenfaser nur der Leitung dient, so muss aus der Ganglienzelle die Veränderung resultiren, welche in dem nächsten Centralorgan die Empfindung des Lichtreizes hervorruft, also die in dem Stäbchenfaden vorgegangene Umsetzung zum Bewusstsein kommen lässt. Liesse sich der Unterschied zwischen jenen beiden Zuständen des Stäbchenfadens und der Nervenfaser genau bestimmen, so wäre man zu einer vollkommenen Definition der Retinafunction gelangt. Alle Theile der Netzhaut betheiligen sich an dem Zustandekommen dieser Function, aber wie gross und in welcher Weise der Antheil eines jeden geschieht, wird sich nun in hypothetischer Weise bestimmen lassen. Früher, vor der genauen Erkenntniss der Faserschicht, war diese Aufgabe gar nicht zu lösen, jetzt sind wir ihr doch bedeutend näher getreten. Die Function der Anfang- und Endglieder lässt sich noch am bestimmtesten feststellen. Der centrale Faden nimmt den Lichteindruck auf, er empfängt durch den Lichtstrahl eine solche Aenderung seiner Theile, dass eine weitere Veränderung längs des von ihm nach innen abgehenden Faden erfolgt. Die Ganglienzelle nimmt die Summe aller an sie herantretenden Fasern auf und vereinigt die von ihnen fortgeleiteten Lichteindrücke zu einem Nervenreiz. Dass durch die Vereinigung der Eindrücke zugleich eine Umwandlung derselben bedingt wird, ist sehr wahrscheinlich, aber nicht bestimmbar. Die Zwischengebilde, Körner und Körnerzellen lassen nur sehr annäherungs-

*) Aubert, Physiologie der Netzhaut. Diesem Buche bin ich in diesen Betrachtungen überhaupt gefolgt.

weise eine Vermuthung über ihre Function aufstellen. Beide gehören dem eigentlichen Sinnesapparate an, sie liegen zwischen dem centralen Faden und der Ganglienzelle, folglich werden sie den ersten Lichteindruck in einen dem Nervensystem ähnlicheren Reiz verwandeln. Die dreifache Quertheilung, welche Henle an den Körnern gefunden hat, lässt mich noch mehr, wie schon früher vermuthen, dass die Körner der eben erwähnten Function hauptsächlich vorstehen. Die Körnerzellen bilden die erste Vereinigung einer kleinen Anzahl Fasern, deren Werth zu bestimmen man zunächst keinen Anhalt hat. Weiter kommt man in der Definition der anatomischen Elemente vom rein histologischen Standpunct nicht.

Anders gestaltet sich die Sache, wenn man die gewonnenen Resultate der physiologischen Forschung zu Hülfe nimmt und nach deren Postulaten die Function der Retinaelemente zu bestimmen sucht. Auch hier kommt man nicht über Hypothesen hinaus, allein es ist doch zugleich der Maassstab für ihre Wahrscheinlichkeit gegeben. Die Function der Netzhaut, Lichtstrahlen in Nervenreiz umzuwandeln ist kein einfacher Sinn; es lassen sich drei Theile in derselben unterscheiden, Lichtsinn, Farbensinn und Ortssinn.

Der Lichtsinn d. h. die Fähigkeit Lichtintensitäten zu erkennen, kommt allen Retinagegenden und auch dem kleinsten Puncte derselben gleichmässig zu. Die Bevorzugung der peripherischen Partieen, welche in Betreff des Lichtsinnes nach astronomischen Beobachtungen angenommen ist*), scheint nach Aubert nur in Ueberblendung des Centrums zu beruhen. Wenn man aber die bedeutende Verkleinerung des Lichtkegels, welcher von einem leuchtenden Puncte nach den peripherischen Theilen der Retina geschickt wird, in Anschlag bringt, so stellt sich heraus, dass die specifische Energie der Lichtaufnahme ebenso in der Peripherie, wie im Centrum der Retina vollzogen wird, dass sogar die Intensität eines Lichtes an peripherischen Puncten eben so genau, wie im Centrum erkannt wird. Für den Lichtsinn müssen wir daher die einfachste, durch alle Gegenden der Retina gleichmässig verbreitete anatomische Basis suchen. Ohne Zweifel wird ferner mancher Lichtstrahl in den peripherischen Partieen einen Punct treffen, an wel-

---

*) Ruete, *Explicatio facti, quod minimae paulum lucentes stellae tantum peripheria retinae cerni possunt.*

chem er weder einer Nervenfaser noch einer Ganglienzelle begegnet. Demnach können es nur die centralen Faden der Stäbchenschicht sein, welche das Organ zur Aufnahme des Lichteindrucks bilden. Die Intensität des Lichtes wird von der Endigung der centralen Faden empfangen, ruft in dieser eine ihr entsprechende Veränderung hervor und dieser Veränderung entspricht wieder genau die folgende Empfindung. Der Lichteindruck empfängt während seiner Wanderung durch die Elemente des Sinnenapparates keine andere Umwandlung als die Uebersetzung des Stäbchenreizes in einen Nervenreiz. Die Reizung eines Stäbchens ruft dieselbe Empfindung von Lichtintensität hervor, als die Reizung vieler Stäbchen.

Der Farbensinn setzt einen complicirteren Vorgang in der Retina voraus. Nach Aubert verlangen die Farben eine gewisse Ausdehnung des Objectes zu ihrer Erkenntniss und zwar muss der Gesichtswinkel für jede Farbe verschiedene Grade haben. Dieser Satz gilt sowohl für das Centrum, als die Peripherie, nur steigen in der letzteren die Winkel, aber nicht in concentrischen Kreisen. Eine genaue Bestimmung der für jede Farbe nöthigen Winkel ist nicht möglich, weil Farbennüance, Farbenintensität und Contrast der Umgebung dieselben wesentlich mitbedingen. Bei momentaner Beleuchtung müssen die Winkel grösser sein. Beim Uebergange des Objectes aus dem Centrum in die Peripherie verändern die Farben anfänglich ihre Nüancen, zuletzt werden die Objecte farblos. Kleine Bewegungen der Objecte können dann die Erkennung der Farben vermitteln*). Diese von Aubert gewonnenen Resultate geben allerdings einigen Aufschluss über die anatomische Grundlage, welche der Farbensinn verlangt. Wenn auch der Farbeneindruck nur eine Qualität des Lichteindruckes ist, so bedarf es doch zum Zustandekommen einer Farbenempfindung einer Combination mehrerer Eindrücke. Für die verlangte Combination müssen die Bedingungen im Centrum günstiger sein, wie in der Peripherie. Es scheint fast, als wäre die Combination weniger, vielleicht einer bestimmten Anzahl Eindrücke für die Farbenempfindung günstig. Da wir keinen Grund haben den Farbensinn auf mehrere Fasersysteme, also auf eine Zahl von Zellen zu übertragen, im Gegentheil die Realisation seiner Bedingungen jedenfalls in der Retina suchen müssen, so haben wir nur

*) Aubert, l. c. pag. 108—124.

die Wahl zwischen den Körnerzellen und den Ganglienzellen; beide bieten Combinationen mehrerer Fasern dar. Da die Ganglienzellen nicht zu dem eigentlichen Sinnesapparat gehören, da sie der Retina nicht eigenthümlich sind, wohl aber der Farbensinn, so muss ich die Körnerzelle für den Sitz des Farbensinnes erklären oder vielmehr annehmen, dass ohne dieselbe keine Farbenempfindung zu Stande kommen kann.

Der Ort- und Raumsinn der Retina kommt dem Centrum in bedeutend höherem Grade zu, wie der Peripherie, natürlich erlischt er bis zur *ora serrata* nicht völlig. Obgleich gebunden an den kleinsten Lichteindruck bedarf der Ortsinn weitläufiger und genauer Combinationen zu irgendwie intensiver Entfaltung. In der Entscheidung, wo in der Retina der Ortsinn sein Organ hat, wird man dadurch sehr gefördert, dass dieser Sinn nichts der Retina specifisches ist, sondern der Haut und fast allen Organen des Körpers nur mit gradweisen Unterschieden zukommt. Die Retina ist das empfindlichste, nicht das einzige Organ des Ortsinnes. Wenn wir einen Ort in der Retina suchen, durch welchen der Ortsinn vermittelt wird, so können wir nur solche Gewebsformen dafür tüchtig halten, welche sich auch in anderen Theilen des Körpers finden. Auf diesem Wege gelangt man zu den Ganglienzellen als muthmaasslichen Ort des Raumsinnes. Doch ist dies nicht so zu verstehen, als ob die Ganglienzellen allein den Raumsinn vermittelten. Es ist im wesentlichen die Verbindung der einzelnen Stäbchenfaden mit der Ganglienzelle, welche den Ortsinn herstellt. Die Zahl der Stäbchenfaden, welche sich in einer Ganglienzelle vereinigen, bedingt die Schärfe des Ortsinnes; je weniger Faden zu einer Zelle gehören, um so schärfer der Ortsinn, desshalb ist das Centrum um so viel geeigneter für die Ausübung dieses Sinnes, als die Peripherie.

Bestimmen wir also auf die Weise die Functionen der Theile des Nervengewebes in der Retina, so nehmen die Stäbchen den einfachsten Sinneseindruck auf, ihrer Reizung entspricht die Sinnesempfindung; die Körner verwandeln den Sinneseindruck in einen Nervenreiz, die Körnerzellen vermitteln den Farbensinn, die Ganglienzellen bedingen endlich den Ortsinn der Retina. Obgleich ich mir vollkommen bewusst bin, dass sich diese Sätze in einem Gebiete von Hypothesen bewegen, schien mir doch ein klares Aussprechen derselben von Nutzen.

Erklärung der Tafeln.

Alle Figuren sind bei 290facher Vergrösserung eines Schiek'schen Instrumentes gezeichnet.

Tafel I Fig. 1—14 stellt die verschiedenen Formen des Bindegewebes in der Walfischretina dar. Tafel II Fig. 15—23 stellt die verschiedenen Theile des Nervengewebes dar.

Tafel I.

Fig. 1. Einzelne Zellen des Bindegewebes aus der Faserschicht und den äusseren Zellenbogen. (8 Mm. von der *ora serrata*).

Fig. 2. Einzelne Zellen des Bindegewebes mit theilweiser oder gänzlicher glasiger Umwandlung der Membran, zum Theil aus den der Faserschicht dicht nach aussen anliegenden Zellenlagen, zum Theil aus den äussersten Zellenbogen. (8 Mm. von der *ora serrata*).

Fig. 3. Zellen aus der Faserschicht. (Mitte der Retina).

Fig. 4. Bildung der Cavernen zur Aufnahme der Körnerzellen aus einzelnen Zellen. (8 Mm. von der *ora serrata*).

Fig. 5. Bildung geschlossener Cavernen durch Zusammentritt mehrerer Zellen.

Fig. 6. Zusammenhang der einzelnen Bindegewebszellen.

Fig. 7. Stücken aus der Faserschicht fein zerzupft, *a* und *b* aus centralen Partieen, *c* dicht von der *ora serrata.*

Fig. 8. Das Fasernetz des Bindegewebes von der Limitans (*a*) bis fast zur Stäbchenschicht; die Faserschicht (*b*) ist nicht in ihre Componenten zu zerlegen. Innerhalb der äusseren Bogen liegen Körnerzellen und Körner. (Senkrechter Durchschnitt 8 Mm. von der *ora serrata*).

Fig. 9. Die Limitans (*a*) und die von ihr bis zur Faserschicht (*b*) aufsteigenden Netze, wo Nervenfaserschicht und Nervenzellen fehlen. (Senkrechter Durchschnitt etwa 4 Mm. von der *ora serrata*).

Fig. 10. Die Limitans (*a*) und die von ihr bis zur Faserschicht (*b*) aufsteigenden Fasern in den centralen Regionen der Retina. Ganglienzellen und Nervenfasern sind entfernt.

Fig. 11. Die Limitans und ihre Fasern, welche sich zwischen den Ganglienzellen hindurchdrängen. Eine Zelle ist herausgefallen. (Senkrechter Durchschnitt aus der Nähe des Centrums).

Fig. 12. Aeusserstes Fasernetz des Bindegewebes. Scheinbare Bildung einer Membran an der Stäbchengrenze. (Senkrechter Durchschnitt dicht bei der *ora serrata*).

Fig. 13. Ende der Retina und Zusammenhang derselben mit der Hyaloidea (*a*). Mit Essigsäure behandelt.

Fig. 14. Fasern, welche die äussere Begrenzung der Retina bilden dicht vor der Endigung der Membran.

Tafel II.

Fig. 15. *a*. Stäbchen, der vierte zeigt allein den Knopf des centralen Fadens, die folgenden den centralen Faden ganz oder zum Theil. *b*. Isolirte centrale Faden.

Fig. 16. Körner. *a*. Freie Körner. *b*. Körner, welche mit Stäbchen zusammenhängen. *c*. Körner dicht vor den Körnerzellen.

Fig. 17. Körner innerhalb der Fasern. Der vierte Faden geht von dem centralen Faden eines Stäbchen aus.

Fig. 18. Die Körnerzellen mit ihren Aesten. Der äussere Faden der Zelle *a* theilt sich in drei Aeste.

Fig. 19. Zusammenhang der Körnerzellen mit den Körnern durch den zu diesen gehörenden Faden.

Fig. 20. Aeussere Fortsätze der Ganglienzellen von der Zelle getrennt.

Fig. 21. Ganglienzellen, die beiden ersten auf der linken Seite aus dem Centrum, die beiden letzten auf der rechten Seite aus der Gegend der *ora serrata*.

Fig. 22. Zusammenhang der Ganglienzellen mit den Körnerzellen.

Fig. 23. *a*. Zusammenhang der Ganglienzellen mit den Nervenfasern.
b. Isolirte Nervenfasern.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

1.

2.

3.

4.

5.

6

7.

a

c

b

8.

b

a

9.

10. b

a

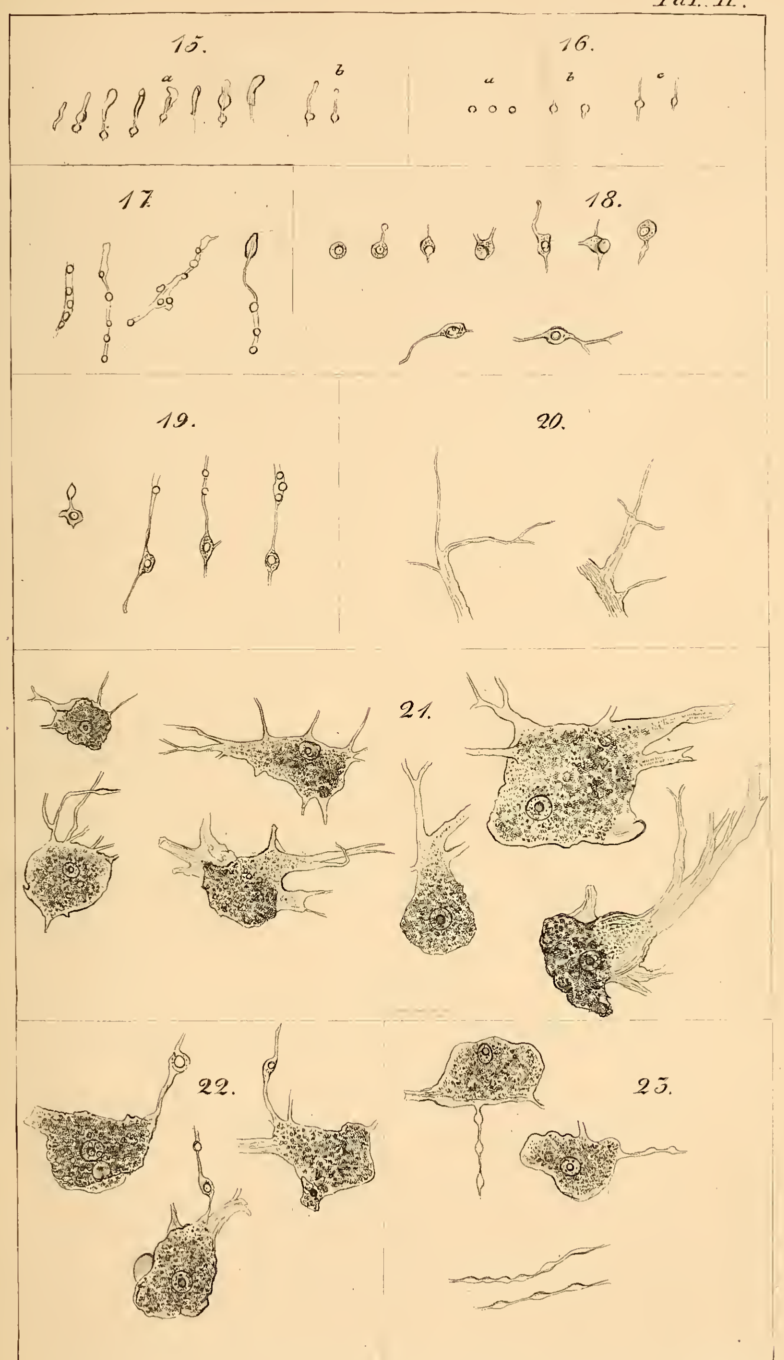
11.

12.

13.

14.

C.Ritter del.



C. Ritter del.